GRUNDZÜGE

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE.

VON

CARL GEGENBAUR,

O. Ö. PROF. DER ANATOMIE, DIRECTOR DER ANATOMISCHEN ANSTALT UND DES GROSSHERZOGL. ANATOMISCHEN MUSEUMS ZU JENA.

ZWEITE UMGEARBEITETE AUFLAGE.

MIT 319 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1870.

GRUNDZÜGE

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE.

VON

CARL GEGENBAUR,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE, DIRECTOR DER ANATOMISCHEN ANSTALT UND DES GROSSHERZOGL. ANATOMISCHEN MUSEUMS ZU JENA.

ZWEITE, UMGEARBEITETE AUFLAGE.

MIT 319 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1870.

Vorwort zur zweiten Auflage.

Seit dem Erscheinen der ersten Auflage dieses Buches hat der Standpunct der vergleichenden Anatomie so bedeutende Aenderungen erfahren, dass eine neue Ausgabe eine gänzliche Umarbeitung erforderte. Ich habe diesen Umstand zugleich zu einer stofflichen Vermehrung benutzt, und einerseits die wichtigeren Verhältnisse etwas ausführlicher behandelt, andererseits auch manchen für's Allgemeine minder bedeutungsvollen Einrichtungen eine Stelle in den Anmerkungen eingeräumt. Dass es mir dabei um nichts weniger als um Vollständigkeit der anatomischen Angaben zu thun war, wird Jeder begreifen, der den Umfang des bezüglichen Materials nur einigermaassen abzuschätzen vermag. Bezüglich ausführlicherer Darstellungen muss ich daher auf die Literatur verweisen, die ich gleichfalls in viel umfänglicherem Maasstabe als in der ersten Auflage aufgeführt habe. Aber auch da galt es Maass zu halten und die Hauptsache vom Beiwerk zu sondern.

Für die Eintheilung des Ganzen habe ich den in der ersten Auflage benutzten Rahmen beibehalten zu müssen geglaubt. Er schien mir dem gegenwärtigen Stande unserer vergleichend-anatomischen Erkenntniss immer noch am besten zu entsprechen, wenn auch gerne bekannt sein soll, dass ich eine durch das gesammte Thierreich laufende Sonderung nach den Organsystemen für die vollkommnere Eintheilung halte. Eine solche Darstellung liegt aber vorerst nur als Ziel vor uns. Zu seiner Erreichung bedarf es tieferer Einblicke in die Organisationen als das gegebene Maass unserer Kenntnisse für jetzt gestattet. Der Weg zu jenem Ziele scheint mir erst nach Erfüllung zweier Anforderungen mit Erfolg betreten werden zu können. Die

erste derselben liegt in einer mehr methodischen Vergleichung, die, von den aus Anpassungen hervorgegangenen mannichfaltigen functionellen Beziehungen absehend, das rein Morphologische in's Auge fasst, und innerhalb grösserer Reihen die Veränderungen nachweist, die an Organen oder Organsystemen vor sich gehen. Die zweite Anforderung betrifft die Genese der Organe, die Sonderung derselben aus einem ersten, indifferenten Zustande. Aus den hier gewonnenen Resultaten wird zugleich die Frage nach der Verwandtschaft der einzelnen Typen zu beantworten sein.

Die Beibehaltung der äusseren Umrisse war jedoch kein Hinderniss für die völlige Umgestaltung der einzelnen Capitel. In vielen derselben habe ich sowohl im Allgemeinen als im Besonderen die Vergleichung weiter zu führen versucht, wobei ich leider den Mangel entsprechender, nämlich vergleichender Vorarbeiten oftmals tief empfinden musste. Derselbe steht in einem offenen Gegensatze, sowohl zur stetig wachsenden Zahl literarischer Productionen auf rein beschreibendem Gebiete, als auch zur Pflege, die sonst unserer Wissenschaft äusserlich zu Theil wird. Möge man aus diesem Umstande wenigstens einen Theil der diesem Buche anklebenden Mängel zu entschuldigen verstehen. Für alles Uebrige mag das Buch selbst sprechen, von dem ich wünsche, dass man in ihm nur »Grundzüge« suchen, aber auch solche finden möchte.

Jena, im September 1869.

Der Verfasser.

ERSTES INHALTSVERZEICHNISS

nach der Reihenfolge der Abschnitte und deren Abtheilungen.

ZWEITES INHALTSVERZEICHNISS

nach den Organsystemen.

Wenn der betreffende Gegenstand in mehreren aufeinanderfolgenden Paragraphen behandelt wird, so bezieht sich der angeführte Paragraph jedesmal nur auf den ersten.

Für die Unterabtheilungen der einzelnen Organsysteme ist das erste Inhaltsverzeichniss nachzusehen.

ALLGEMEINER THEIL.

Einleitung.

Begriff und Aufgabe der vergleichenden Anatomie.

§ 1.

Das Gebiet der Wissenschaft, welches die organische Natur zum Gegenstande ihrer Untersuchungen hat, zerfällt in zwei grosse Abtheilungen, nach den beiden organischen Naturreichen, in Botanik und in Zoologie. Beide Disciplinen bilden die Bestandtheile einer Biologie, und sind insofern enge mit einander verbunden, als die Erscheinungen im Thier- wie im Pflanzenreiche auf gleichen Grundgesetzen beruhen, und Thier und Pflanze bei aller Verschiedenheit der specielleren Einrichtungen gemeinsame Anfänge besitzen und im Haushalte der Natur in inniger Wechselwirkung zu einander stehen. Innerhalb der beiden genannten Disciplinen sind mehrfache Arten der Forschung möglich, aus denen neue Disciplinen hervorgehen. Indem wir das Gebiet der Botanik zur Seite lassen, wollen wir jenes der Zoologie in seine weiteren Gliederungen verfolgen. Die Erforschung der Leistungen des Thierleibes oder seiner Theile, die Zurückführung dieser Functionen auf elementare Vorgänge und die Erklärung derselben aus allgemeinen Gesetzen ist die Aufgabe der Physiologie. Die Erforschung der materiellen Substrate jener Leistungen, also der Formerscheinungen des Körpers und seiner Theile, sowie die Erklärung derselben bildet die Aufgabe der Morphologie. Physiologische und morphologische Wissenschaft gehen somit in ihren Aufgaben auseinander, wie auch ihre Methoden verschieden sind; für beide aber ist es nöthig, selbst auf getrennten Wegen sowohl einander, als auch das gemeinsame Endziel im Auge zu behalten, welches in der Biologie gegeben ist.

Die Morphologie gliedert sich wieder in Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Wie erstere den vollendeten Organismus zum Untersuchungsobjecte hat, so besitzt letztere den werdenden Organismus zum Gegenstande ihrer Forschung. Die Anatomie selbst kann in eine allgemeine und specielle getheilt werden. Die allgemeine Anatomie beschäftigt sich mit den Grundformen der thierischen Organismen (Promorphologie Hkl.), und den aus jenen hervorgehenden Formerscheinungen. Die specielle Anatomie nimmt die organologische Zusammensetzung des Thierleibes zum Gegenstande. Einen ihrer Zweige bildet die Histiologie, als Lehre von den Elementarorganen

des thierischen Körpers. Die **Entwickelungsgeschichte** erläutert aus dem Verfolge des allmählichen Werdens des Organismus die Complicationen der äusseren und inneren Organisation, indem sie dieselbe von einfacheren Zuständen ableitet. Die Veränderungen der Organisation können aber sowohl im Entwicklungsleben des Individuums als in der Reihenfolge der Organismen verfolgt werden. Auf ersteres erstreckt sich die gewöhnlich als Entwickelungsgeschichte (Embryologie, Ontogenie Hkl) bezeichnete Disciplin, während letzteres als Aufgabe der **Palaeontologie** (Phylogenie Hkl) zufällt. Sie ist die Entwicklungsgeschichte der Organismenreihen in ihrer geologischen Aufeinanderfolge.

Physiologie und Morphologie werden häufig in einem derartigen Verhältniss zu einander betrachtet, als ob die letztere die Dienerin der ersteren wäre. Die Morphologie soll so die Grundlagen der Physiologie vorbereiten. Diese Auffassung hat ihren Ursprung theils in einer andern Abgrenzung der Physiologie, der man den Umfang der Biologie gegeben hatte, theils in einem Missverständnisse der Morphologie und ihrer Aufgaben. In letzterer Beziehung wird die Beschreibung irgend eines Formverhältnisses häufig für eine morphologische Darstellung ausgegeben, und das Wesen der Morphologie in der blossen Kenntniss von Formzuständen gesucht. Einer derartigen Disciplin gebührt allerdings eine untergeordnete Stelle, nicht aber der Name der Morphologie. Wie in der Aufgabe, so unterscheidet sich die Morphologie von der Physiologie auch in der Methode.

Die Resultate der Morphologie fliessen in eine Verwandtschaftslehre (Genealogie) der Organismen zusammen, und diese findet ihren Ausdruck durch die **Systematik** (Systemkunde). Die letztere steht somit nicht in einem Gegensatze zur Morphologie, sie bringt nur die Ergebnisse derselben zur übersichtlichen Anschauung, und deutet durch Verbindung und Trennung grösserer und kleinerer Gruppen in der Kürze an, was auf dem oft weiten Umwege anatomischer und embryologischer Forschung an Einsicht in die natürliche Verwandtschaft gewonnen worden ist. Das zoologische System repräsentirt somit den jeweiligen Standpunct der morphologischen Forschung. Die Stellung eines Organismus im System wird daher die Verwandtschaftsverhältnisse des ersteren hervortreten lassen.

§ 2.

Wenn das Feld der Anatomie in der Erforschung und Erklärung des in der Entwickelung abgeschlossenen Baues des Thierleibes gegeben ist, so können sich je nach den die Untersuchung leitenden Gesichtspuncten wieder verschiedene Abstufungen ergeben. Ist die Zusammensetzung des Körpers an sich, die Gestaltung und das gegenseitige Verhalten der einzelnen Organe zur Aufgabe genommen, so verhält sich die Anatomie **beschreibend**, indem sie die Befunde der Untersuchung schildert, ohne aus denselben weitere Schlüsse zu ziehen. Die anatomische Thatsache ist Zweck der Untersuchung, die Anatomie verhält sich rein empirisch; durch die Beziehung zur Heilkunst, somit aus praktischem Bedürfnisse, hat sich die beschreibende Anatomie für den menschlichen Organismus hinsichtlich des Umfanges von Einzelerfahrungen zu einem besonderen Zweige entwickelt, der als »**Anthropotomie**« der gleichfalls beschreibenden »**Zootomie**« sich an die Seite stellt. Beide sind nur durch das Object, nicht durch die Behandlung desselben verschieden, beide verhalten sich analytisch. In demselben Maasse

als beide sich enthalten, aus ihren Erfahrungen Abstractionen zu bilden, entbehren sie des Charakters einer Wissenschaft, da der letztere weder durch den blossen Umfang der Erfahrung, noch durch die Complication des Weges, auf dem letztere gewonnen werden, bedingt wird. Anders gestaltet sich die Anatomie, sobald ihr die Kenntniss von Thatsachen nur Mittel ist, die aus einer Summe von Thatsachen erschlossene Erkenntniss dagegen der Zweck. Indem sie die Thatsachen der Einzelerscheinungen unter einander vergleicht, leitet sie daraus wissenschaftliche Erfahrungen ab, und gestaltet das auf dem Wege der Induction Gefolgerte zu deductiven Schlüssen. Sie wird dadurch zur vergleichenden Anatomie. Ihr Verfahren ist synthetisch. Die Analysen der beschreibenden Anatomie (Anthropotomie, wie Zootomie) liefern ihr die Grundlage, sie schliessen sich also nicht nur nicht von der vergleichenden Anatomie aus, sondern werden recht eigentlich von ihr umfasst und wissenschaftlich durchdrungen. Je sorgfältiger die Sichtung der Thatsachen, um so sicherer wird der Boden für die Vergleichung. Die Empirie ist somit die erste Voraussetzung, wie die Abstraction die zweite ist.

Sowohl die Gebietsabgrenzung als das Wesen der vergleichenden Anatomie wird verschiedenen Auffassungen unterstellt, von denen zwei als absolut irrige schon wegen ihrer Verbreitung hervorgehoben werden müssen. Die eine hält die vergleichende Anatomie für gleichbedeutend mit der Zootomie, und stellt sie etwa der menschlichen Anatomie gegenüber. Was diese für den menschlichen Organismus zu leisten habe, sollte jene für den thierischen zur Aufgabe besitzen. Hier wird also ein Gegensatz angenommen, der in der Natur sich nicht findet. Darin liegt aber nur Eine Fehlerquelle, indess eine andere darin gegeben ist, dass Darstellungen, die auf nichts weniger als auf vergleichenden Operationen beruhen, für Vergleichungen ausgegeben werden. Wenn ein Organ in seinem anatomischen Verhalten beschrieben und vielleicht mit einem seiner Function entsprechenden Namen belegt wird, so ist damit noch keine Vergleichung ausgeführt, selbst wenn die Untersuchung über grössere Reihen von Thieren sich erstrecken sollte. Denn in dem blossen Nebeneinanderstellen liegt noch keine Vergleichung; es ist nur die Prätension einer solchen; die Vergleichung will vielmehr erst durch die Erwägung aller morphologischen Instanzen begründet sein. Der Werth solcher anatomischen Arbeiten für die vergleichende Anatomie ist daher ein untergeordneter, er hebt sich erst mit dem Maasse der Berücksichtigung vergleichender Gesichtspuncte. Das Fehlen der letzteren entzieht jenen Arbeiten häufig auch den Werth des blossen Materials, da sie selbst für die anatomische Kenntniss, in der Weise, wie sie die Vergleichung als Grundlage braucht, unzureichend sind. Daher ist es irrig, solche Arbeiten als »Vorarbeiten« anzusehen, und noch irriger ist die Meinung, dass erst nach einer rein beschreibend anatomischen Bearbeitung des Stoffes der vergleichenden Anatomie, letztere aus ersterem aufgebaut werden könne. Dem widerspricht jegliche Erfahrung, denn keine nennenswerthe vergleichend-anatomische Leistung ist blos durch die Verwerthung jener beschreibenden Vorarbeiten Anderer zu Stande gekommen. Der Grund hierfür liegt einfach darin, dass bei der blossen Beschreibung, bei der Sammlung reiner Thatsachen, deren Kenntniss Selbstzweck sein soll, die Gesichtspuncte für die Beurtheilung des Werthes dieser Thatsachen fehlen. An sich unansehnliche Dinge, die aber für die Vergleichung von grösstem Belang sind, werden von der Beschreibung minder beachtet, und umgekehrt. Das wird durch die Erwägung verständlich, dass durch die Vergleichung allein das Maass der ihr erforderlichen empirischen Unterlagen beurtheilt werden kann.

Damit widerlegt sich zugleich eine andere Auffassung, die nämlich, dass die vergleichende Anatomie der anatomischen Detailkenntniss entbehren könne, indem sie viel-

mehr in Aperçus sich ergehe, die nur auf die allgemeinsten Verhältnisse der Organisation sich bezögen. Freilich ist auch der Werth des Detail ein verschiedener und neben unwichtigem mag auch das werthvolle scheinbar ebenbürtig gelagert sein, aber auch hier ist es das vergleichende Urtheil, das prüfend auftreten und sondern soll, was es als unbrauchbar verwerfe und was es als tauglich behalte.

§ 3.

Die Aufgabe der vergleichenden Anatomie liegt in der Erklärung der Formerscheinung der Organisation des Thierleibes. Die Methode, die zur Lösung dieser Aufgabe dient, ist die Vergleichung. Diese sucht in Reihen von Organismen die morphologischen Befunde der Organe des Körpers zu prüfen, stellt als Ergebniss die gleichartigen Verhältnisse zusammen und sondert die ungleichartigen davon ab. Dabei berücksichtigt sie Alles, was beim anatomischen Befund überhaupt in Betracht kommt: Lagerung zu andern Körpertheilen, Zahl, Umfang, Structur und Textur. Sie erhält dadurch für die einzelnen Organe Reihen von Formzuständen, in denen die Extreme bis zur Unkenntlichkeit von einander verschieden sein können, aber untereinander durch zahlreiche Mittelstufen verknüpft werden. Aus diesen manniehfachen Formenreihen eines und desselben Organes ergibt sich erstlich: dass der physiologische Werth des Organes in den verschiedenen Zuständen des Organes keineswegs derselbe ist, dass ein Organ unter blosser Modification seines anatomischen Verhaltens, sehr verschiedenen Leistungen vorstehen kann. Die ausschliessliche Berücksichtigung seiner physiologischen Leistungen wird daher die in morphologischer Beziehung zusammengehörigen Organe in verschiedene Kategorien bringen. Daraus resultirt, dass wir bei vergleichend-anatomischer Untersuchung nach der Leistung des Organs nie in erster Reihe fragen dürfen. Der physiologische Werth kann erst in zweiter Reihe in Betracht kommen, wenn es sich darum handelt, für die Modification, welche ein Organ im Zusammenhalt mit einem anderen Zustande desselben erlitten, Beziehungen zum Gesammtorganismus herzustellen. Auf diese Weise liefert die vergleichende Anatomie den Nachweis für den Zusammenhang ganzer Organreihen, und innerhalb dieser Reihen treffen wir Veränderungen, die bald nur im Kleinen sich halten, bald in grösserer Ausdehnung sich darstellen; sie betreffen den Umfang, die Zahl, die Gestalt und auch die Textur der Theile eines Organes, und können sogar, wenn auch in geringerem Maasse, zu Aenderungen der Lage führen. Der Ueberblick über eine solche Reihe lehrt also einen Vorgang kennen, der in Veränderungen eines und desselben Organs bei verschiedenen Thieren sich ausdrückt.

An diesen durch die Vergleichung gefundenen Organreihen beobachten wir zweitens eine Verschiedenheit in der Bildungsweise des Organs. Während dasselbe Organ in dem einen Falle von seiner Anlage an bis zur individuellen Ausbildung nur wenig Veränderungen durchläuft, ist das Organ in einem andern Falle vielfachen Modificationen unterworfen, ehe es zum definitiven Zustande gelangt; wir sehen an ihm Theile entstehen, die später wieder verschwinden, wir nehmen an ihm Veränderungen in allen anatomischen Beziehungen wahr, Veränderungen, die sogar die Textur betreffen können.

Diese Thatsache ist von grosser Wichtigkeit, denn jene Veränderungen, welche ein Organ während der individuellen Entwickelung durchläuft, führen durch Zustände hindurch, die das Organ in andern Fällen bleibend besitzt, und zum mindesten entspricht die erste Erscheinung des Organs einem bei einem anderen Organismus bleibenden Zustande. Wenn also das ausgebildete Organ in irgend einem Falle so weit modificirt war, dass seine Beziehungen zu einer Organreihe unkenntlich erschienen, so erhellen diese Beziehungen aus der Erkenntniss der Entwickelungsgeschichte. Der hierdurch nachweisbare frühere Zustand lässt leicht den Platz finden, der dem Organe gebührt, und gestattet so, es mit einer bereits ermittelten Reihe zu verbinden. Die Vorgänge, welche wir an einer Organreihe wahrnehmen, entsprechen also Processen, die ähnlich während der individuellen Entwickelung eines Organs in gewissen Fällen vorkommen. Die Embryologie tritt damit mit der vergleichenden Anatomie in engste Verbindung. Indem die Vergleichung nach dem Vorgeführten sich auch auf die verschiedenen Zustände der Organbildung im Individuum zu erstrecken hat, geht das Object der Embryologie in jenem der vergleichenden Anatomie auf, und es bleibt zwischen beiden nicht nur kein Gegensatz, sondern es besteht vielmehr eine gegenseitige Durchdringung.

Zur Erfüllung der Aufgabe der vergleichenden Anatomie leistet also die Embryologie nicht blosse Beiträge. Sie lehrt uns die Organe in ihren früheren Zuständen kennen und verknüpft sie somit mit den bleibenden Zuständen anderer, wodurch sie die Lücken ausfüllt, welche uns in der Reihe der vollendeten Theile des Organismus entgegentreten. Indem sie uns das Zustandekommen complicirterer Einrichtungen aus einfacheren nachweist, macht sie uns erstere verständlich. Die von ihr nachgewiesenen Thatsachen empfangen aber selbst wieder ihre Erklärung aus den bleibenden Einrichtungen einfacherer Zustände, wie in einem folgenden Paragraphen ausführlicher nachgewiesen wird (§ 35 Anmerk.). Eine ähnliche Stellung muss auch der Palaeontologie zuerkannt werden.

Die vergleichende Anatomie erklärt, indem sie die Erscheinungen der Form aus Vorgängen ableitet, und für diese Vorgänge Gesetze aufsucht. Wenn diese Gesetze nicht, oder vielleicht auch nur noch nicht, mathematisch formulirbar sind, so wird dadurch der Werth der Wissenschaft nur in Beziehung auf andere — nicht in Beziehung auf sich — modificirt. Eine andere Auffassung müsste eben so gut den historischen Wissenschaften, ja sogar Naturwissenschaften, wie z. B. der Geologie, die Bedeutung einer Wissenschaft absprechen.

Die vorwiegende Berücksichtigung der physiologischen Verhältnisse der Organe ist das grösste Hemmniss für die Entwickelung der vergleichenden Anatomie gewesen, die erst mit der Erkenntniss der Veränderlichkeit nicht blos des Baues der Körpertheile, sondern auch ihrer functionellen Beziehungen sich freier ausgebildet hat. So lange man die Kiemen der Fische mit den Lungen verglich, war es nicht möglich, die morphologische Bedeutung der Schwimmblase zur Einsicht zu kommen, die ganze Vergleichung entbehrte der anatomischen Methode, indem sie ihre Urtheile aus einer andern Disciplin schöpfte.

Aus dem oben über die Beziehungen der vergleichenden Anatomie zur Entwickelungsgeschichte Gesagten erhellt, dass eine vergleichende Embryologie nicht selb-

ständig existiren kann. Etwa nur mit Beziehung auf die Eihüllen ist sie denkbar. Im übrigen, nämlich für den embryonalen Körper, werden bei Veränderungen der Organisation im Laufe der Entwickelung die Beziehungen immer in der vollendeten Form anderer Organismen zu suchen sein. Die vergänglichen Kiemen- oder Visceralbogen der Säugethiere oder Vogelembryonen vergleichen wir mit den bleibenden Kiemenbogen der Fische. Wir sehen in ersteren eine Organisationserscheinung, die sich speciell auf den ausgebildeten Zustand bei einem andern Organismus bezieht, weil sie nur von diesem (durch Vererbung) ableitbar ist. Noch an zahllosen anderen Beispielen ist das zu erweisen. Somit tritt die Embryologie, sobald sie vergleichend verfahren will, stets ins Gebiet der Anatomie, um sich untrennbar mit ihr zu verbinden.

Geschichtlicher Abriss.

Anfänge im Alterthum.

§ 4.

Anfänge der vergleichenden Anatomie finden sich als Ausfluss einer mehr intuitiven Naturforschung bei den Philosophen des griechischen Alterthums, am ausgebildetsten und auf unmittelbare Beobachtung gegründet bei Aristoteles. Zahlreiche anatomische Untersuchungen, von denen manche als wichtige Entdeckung erst in der Neuzeit bestätigt wurden, lieferten ihm die Unterlage für ein Verständniss thierischer Organisation, wie es fast zwei Jahrtausende lang von Keinem mehr erreicht ward. Wenn auch viele der Angaben unrichtig, und die Vorstellungen von dem functionellen Werthe der Organe unseren heutigen Kenntnissen in keiner Weise entsprechen, so sind doch die vorgetragenen Ideen von der Harmonie des Baues, der Abhängigkeit der einzelnen Organe von einander und den Beziehungen der Organgestaltung zur Leistung so bedeutend, dass das darangeknüpfte Fremdartige der Behandlungsweise dagegen zurücktritt.

Die Theile werden als gleichartige und gleichbedeutende unterschieden. Unter den gleichartigen sind die von gleicher physikalischer Beschaffenheit verstanden, feste und weiche oder flüssige. Es entspricht diese Unterscheidung mehr unseren heutigen histiologischen Auffassungen, wie denn auch Knochen, Knorpel, Fett, Fleisch etc. die bezüglichen Kategorien bilden. Gleichbedeutende Theile (Analoga) werden durch die Verrichtung bestimmt. Die Beschaffenheit ist also hier untergeordnet, und dasselbe Organ kann in sehr verschiedenen Zuständen auftreten, in seiner Form geändert sein, ohne andere Verrichtungen zu haben. Wenn nun auch eine gewisse Summe von Organen allen Thieren gemeinsam ist, so erscheint doch der Grad der Ausbildung eines Organs als ein sehr verschiedener, und es kann ein Organ seinen Werth für die Organisation verlieren, und blos der Andeutung wegen (ὡς σημείου χάριν) vorhanden sein. Auch die verschiedenartige Lagerungsbeziehung der Organe zu einander ist von Aristoteles beachtet, und Andeutungen von einem Vorhandensein verschiedener thierischer Grundformen fehlen nicht ganz. Die folgenden Jahrhunderte ändern nichts an dem was

Aristoteles aufstellte. Wenn auch schon von der Alexandrinischen Schule (Herophilus, Erasistratus) viele die menschliche Anatomie betreffende Fortschritte gemacht werden, so bleibt das Lehrgebäude davon unberührt.

Die durch Erwerbung genauerer Kenntniss des menschlichen Körpers aus der rohesten Empirie langsam sich herausarbeitende Heilkunst stellt sich in den Vordergrund der Naturwissenschaften, Hauptzweck der Zergliederung wird Kenntniss der Organisation fürs praktische Bedürfniss; die Anatomen sind Aerzte. An die Stelle der philosophischen Betrachtung tritt die Sophistik. Büchergelehrtheit ersetzt die unmittelbare Naturbeobachtung.

Durch das ganze Alterthum bleiben die Schriften des Aristoteles der Codex der gesammten Naturerkenntniss, und auch später, als die hellenische Wissenschaft bei den Arabern eine Stätte fand, und von da erst wieder dem geistig und politisch gänzlich umgestalteten Occident zugeführt ward, sind unfruchtbare Commentare die einzigen Ergebnisse geistiger Bestrebungen. Die Nachfolge des Aristoteles bildet sich zu einem eigenen Systeme, zu der Scholastik aus, deren Kategorieen durch das ganze Mittelalter hindurch auch in der Naturwissenschaft herrschen.

Die voraristotelische Zeit ist zwar der Anatomie keineswegs ganz fremd, allein wir entbehren des sicheren Urtheils darüber, da wir jene Bestrebungen nur durch Notizen anderer, späterer Autoren kennen. Besonders bei den Pythagoräern scheinen anatomische Kenntnisse verbreitet gewesen zu sein. Empedokles von Agrigent und Anaxagoras von Klazomene gehören hierher.

Berühmt war als Anatom auch der Abderite Demokrit aus der eleatischen Schule.

Die Schriften des Aristoteles, die auf Anfange der vergleichenden Anatomie Bezug haben, sind vor allem die vier Bücher De partibus animalium, die zehn Bücher der Historia animalium und De generatione animalium, die sich gegenseitig vielfach ergänzen. Von den wichtigeren schon Aristoteles bekannten Thatsachen, die erst in der Neuzeit wieder bestätigt wurden, führe ich an: die Parthenogenesis bei Bienen, die Hectocotylie der Cephalopoden, Hermaphroditismus bei Fischen.

Eine Analyse der zoologischen Schriften des Aristoteles liefert J. B. Meyer in Aristoteles Thierkunde, Berlin 1855, ferner G. H. Lewes, Aristoteles, ein Abschnitt aus der Geschichte der Wissenschaften. Aus dem Englischen übersetzt von J. V. Carus. Leipzig 1865. Siehe ferner die Bearbeitung von Aristoteles Thierkunde von Aubert und Wimmer. 2 Bde. Leipzig 1868.

Bestrebungen im 16., 17. und 18. Jahrhundert.

§ 5.

Mit dem geistigen Umschwunge zu Ende des 15. und während des 16. Jahrhunderts beginnt eine andere Epoche, in der für die Entwickelung der vergleichenden Anatomie neue Keime gelegt werden. Was von nun an fördernd wirkt, ist weniger der Fortbau auf dem aus dem griechischen Alterthume Ueberlieferten, als die lange vergessene Rückkehr zur Naturbeobachtung und damit zur selbständigen Forschung. Für die Anatomie des menschlichen Körpers hatte schon Mondino († 1326) durch Zergliederung von Leichen wieder den Boden der Thatsachen zu gewinnen versucht. Vesal (1514—1564), Fallopia (1523—1562) und Eustach († 1574) vollendeten die Grund-

lage des neuen Gebäudes. Viele und wichtige Entdeckungen folgen, und bald ist es nicht mehr der menschliche Organismus allein, der das Interesse der Anatomen auf sich gelenkt hat. Wenn es zuerst galt, die von GALEN auf die Anatomie von Affen begründete Anthropotomie von den Fälschungen zu befreien, so ist es nachher Aufgabe geworden, in der Ausdehnung der Untersuchung auf Thiere theils das am Menschen beobachtete zu bestätigen, theils dabei Ausgangspuncte für weitere Fragen zu gewinnen. Auch für die Physiologie wie für die Heilkunde soll die Thierzergliederung förderlich sein. In diesem Sinne verfasste der Neapolitaner SEVERINO (1580—1656) seine Zootomia Democritaea, in der eine Anzahl meist sehr dürftiger Beschreibungen der inneren Organisation von niederen und höheren Thieren gegeben ist. Die Art der Auffassung ist nur wenig von der verschieden, die früher schon RONDELET und ALDROVANDI bei mehr gelegentlichen Beschreibungen einzelner anatomischer Einrichtungen äusserten, aber in einzelnen Capiteln tritt doch ein Suchen nach allgemeinen Gesichtspuncten zu Tage, wie es sonst nicht oft vorkam. — Beschreibung der Theile mit Untersuchung des »Nutzens« derselben bleibt für die anatomischen Bestrebungen des 17. Jahrhunderts charakteristisch. Die Entdeckungen des Blutkreislaufs durch HARVEY (1578—1657), der Lymphgefässe durch ASELLI (1622), veranlassen Thierzergliederungen, deren Resultate fast ausschliesslich der eben entstehenden Physiologie zu Gute kommen. Dadurch wird freilich zugleich die anatomische Kenntniss erweitert, aber die Thatsachen bleiben noch zusammenhangslos. Nur von wenigen wird der Versuch gemacht, in einer grösseren Reihe von Thieren dasselbe Organ zu verfolgen, und die Verschiedenheit wie die Uebereinstimmung der einzelnen Verhältnisse nachzuweisen. Hier ist vor allen TH. WILLIS (1622—1675) zu nennen, der, auch zum ersten Male den Ausdruck »Anatomia comparata« in einem der späteren Auffassung ziemlich gleichen Sinne gebrauchend, den Bau des Gehirns in vergleichender Darstellung vorführt.

Das emsige Suchen nach neuen, wunderbaren Dingen, die gefunden in demselben Maasse angestaunt werden, als sie unverständlich sind, führte allmählich zu einer Erweiterung des Gesichtskreises. Eine neue Richtung brach sich nach zwei Seiten hin Bahn, welche für die Entwickelung der vergleichenden Anatomie, wenn auch erst in viel späterer Zeit, hohe Bedeutung erlangte.

Die anfänglich vielfach nur obenhin angestellten Untersuchungen wurden sorgfältiger und genauer, als die Erfindung des Mikroskopes ein Mittel gegeben hatte, der Structur des Organismus auch noch jenseits des Sehens mit blossem Auge zu folgen und sogar in die Zusammensetzung der für gleichartig gehaltenen Theile einzudringen. Es erschloss sich zugleich in den nunmehr der Beobachtung zugängigen kleinen Formen der Thiere eine neue Welt, die an Mannichfaltigkeit der äussern wie der innern Gestaltung das bereits Bekannte um vieles überbieten konnte. Was vordem höchst einfach erschien, erwies sich durch das Mikroskop ausserordentlich complicirt und es mussten zur Beurtheilung so ganz anders gearteter Organisationen die vom Menschen und den diesem näherstehenden Thieren hergenommenen Vorstellungen gründlich aufgegeben werden. So wichtig und folgenreich dieser Schritt war, so langsam

vollzog er sich, und fast zwei Jahrhunderte brauchte es, bis jene Verschiedenheit der Organisation in ihrem ganzen Umfange verstanden ward. Die Arbeiten von MALPIGHI (1628—1694), besonders aber die zahlreichen und musterhaften Untersuchungen SWAMMERDAM's (1637—1680) eröffnen die neue Bahn. Der Bau eines Insects, eines Weichthiers erschliesst sich vollständiger, und auch für höhere Organismen werden die Structuren einzelner Organsysteme unvergleichlich besser erkannt, als eine frühere Zeit es vermochte. Diese Ausdehnung der Forschungen auf dem menschlichen Organismus fern stehende Geschöpfe, emancipirte diesen Zweig der Naturwissenschaft von der Heilkunst, und gab ihm so die Möglichkeit einer selbständigen wissenschaftlichen Entfaltung. Vielfach, besonders im folgenden Jahrhundert verliert sich zwar diese Richtung in blosser »Gemüths- und Augenergötzung«, aber daneben tritt doch nicht weniges zu Tage, was als Bereicherung des empirischen Materials bis auf die Gegenwart werthvoll ist.

Neben rein anatomischen Bestrebungen treten vergleichende hervor. Es sind die dem Menschen zunächst stehenden Wirbelthiere, die hier die ersten Anknüpfungspuncte bieten. Man vergleicht den Bau meist nur einzelner Säugethiere mit dem des Menschen, und findet dabei wenig Fragen, die zu wissenschaftlichen Problemen führen könnten. Das Aufsuchen der Verschiedenheiten und Eigenthümlichkeiten bildet die Hauptaufgabe, während an eine Erklärung jener Erscheinungen kaum gedacht wird. Die Arbeiten von TYSON über die Anatomie eines Affen, jene des jüngeren MONRO (1732—1817) über den Bau der Fische, sowie die von PALLAS (1741—1811) die über viele Abtheilungen der Thiere sich erstrecken, bieten Beispiele dieser Art, denen sich DAUBENTON's (1716—1799) Zergliederungen von Säugethieren, die in BUFFON's Naturgeschichte niedergelegt sind, anreihen. Selbst des berühmten P. CAMPER (1722—1789) grosse Verdienste um die Anatomie der Säugethiere erlauben nicht, ihn aus den Reihen der blos vorarbeitenden Forscher zu entfernen.

Während so drei Jahrhunderte den Boden der anatomischen Thatsachen vielfältig ebenen und ihn zur Errichtung eines wissenschaftlichen Gebäudes gründlich vorbereiten, beginnt in ihnen zugleich eine neue Disciplin, welche, der Anatomie nahestehend, für die vergleichende Anatomie ein zweiter Grundpfeiler ward. Es ist das Studium der Entwickelungsgeschichte, wofür im Alterthume gleichfalls von ARISTOTELES die ersten Anfänge gemacht sind. Das Forschen nach dem Baue der Organismen musste nothwendig zur Frage von deren Entstehung führen und so sehen wir gleich in den ersten Zeiten der reformirten Wissenschaft Anatomen mit der Untersuchung des Foetus beschäftigt. FABRICIUS AB AQUAPENDENTE (1537—1619) eröffnete die Reihe und HARVEY konnte schon den Satz aufstellen: »Omne vivum ex ovo«. Auch die ersten Zustände niederer Thiere werden ins Bereich der Forschung gezogen, und die Namen dreier Italiener: REDI (1626—1697), SPALLANZANI (1729—1799) und CAVOLINI (1756—1810) glänzen auf diesem Gebiete, ebenso wie NEEDHAM und SWAMMERDAM. Durch den grossen A. v. HALLER (1708—1777) werden die Arbeiten der Vorgänger nicht nur systematisch vereinigt, sondern auch viele neue Thatsachen sowohl aus dem Baue als aus der Ent-

wickelung der höheren Thiere aufgedeckt. Aber der Physiolog beherrscht in HALLER den Anatomen, und wird selbst wieder beherrscht von metaphysischen Vorurtheilen. Es gibt keine Entwickelung, die Neues producirte, sie ist nur ein Sichtbarwerden, ein Hervortreten des bereits unsichtbar Vorhandenen, des Latenten. Alles ist bereits im Keime gebildet (Involution), der ebenso wieder Generationen vorgebildeter Organismen umschliesst, wie er vorgebildet durch Generationen zurückgedacht werden muss.

So treten wir ans Ende einer Periode, die überaus reich an stolzen Namen, an glänzenden Entdeckungen ist, aber kein Gedanke kam in ihr zur Reife, der befruchtend fortgewirkt hätte. Man hatte Thatsachen gesammelt, aber man stand ihnen fremd gegenüber, und wenn wir auch hier und da den Versuch sehen sich zur Theorie zu erheben, so steht sie meist auf unhaltbaren Voraussetzungen.

Neuere Grundlegungen.

§ 6.

Die letzte Hälfte des 18. Jahrhunderts fand reiches Material angehäuft. Neue Richtungen brachen sich Bahn zur Beherrschung der Thatsachen, zur Umwandlung derselben in geistigen Erwerb. ALBRECHT VON HALLER's Negation der Entwickelung, fand noch bei Lebzeiten ihres Vertreters einen siegreichen Gegner in CASPAR FRIEDRICH WOLFF (1735—1794). Das sich Bildende entsteht nicht durch blosses Wachsen, Grösserwerden des bereits Vorhandenen. Neues tritt durch Sonderung (Differenzirung) des anfänglich Gleichartigen auf. Der Involution HALLER's wird in der 1759 veröffentlichten Dissertation »Theoria generationis« die Epigenese entgegengestellt, die als die Grundlage des bedeutendsten Fortschrittes der gesammten morphologischen Wissenschaft erscheinen muss, und als ein neues Element in den Ideenkreis der anatomischen Forschung tritt. Die Formzustände der Organismen entstehen durch allmähliches Werden, ein einfacher Zustand geht dem complicirten voraus, der aus ersterem sich ableiten lässt. Die anatomische Erscheinung ist damit erklärbar, ist wissenschaftlich zugängiger geworden. So wird schon da für das heutige Gebäude ein fester Grund gelegt.

Auch nach andern Seiten hin ist zu Ausgang des Jahrhunderts die durch philosophische Ideen neubelebte Zeit einer ideellen Verknüpfung der Thatsachen günstig.

Vielfach macht sich das Streben bemerkbar, von der bis dahin vorwiegend herrschenden Analyse zur Synthese, und damit zu einer tieferen Erkenntniss zu gelangen. In Frankreich hält zwar VICQ D'AZYR (1748—1794) für die Hauptaufgabe der vergleichenden Anatomie, wie mancher andere vor ihm und nach ihm, im Dienste der Physiologie, die Erklärung der functionellen Werthe der Organe. Dass er aber dennoch eine selbständigere Bahn erkannt hatte, das zeigte neben vielen trefflichen Bemerkungen vor allem sein Versuch einer Vergleichung der Extremitäten, der von aller Verschiedenheit der Leistung absieht. Auch die Erkenntniss des Vorkommens rudimentärer Organe deutet einen wesentlichen Fortschritt an. Wie auch BUFFON, sieht er

in der Organisation den Ausdruck planmässiger Bildungen, wovon die Einzelverhältnisse nur Modificationen sind. Noch deutlicher spricht sich GOETHE über die Idee eines Grundplanes aus. Dem grossen Manne gebührt eine hervorragende Stelle auch in der Geschichte der vergleichenden Anatomie, die er richtiger auffasste als alle seine Zeitgenossen, indem er sie der Physiologie gegenüber selbständig als Morphologie sich dachte. Er legt das Wesen der vergleichenden Anatomie in das Auffinden des Organisationsplanes durch die Erkenntniss des Allgemeinen im Besonderen. Ohne den Werth der Thatsachen im geringsten zu unterschätzen, erkennt er, dass diese doch nur die Grundlage abgeben, auf der das Gebäude der Wissenschaft sich erheben soll. Indem er als Aufgabe die »Beherrschung des Ganzen in der Anschauung« hinstellt, bezeichnet er zugleich völlig richtig die Wege, auf denen diese Aufgabe zu lösen sei. In noch höherem Maasse zeigt sich das Streben nach Verallgemeinerung in den von OKEN (1779—1851) entwickelten Anschauungen, die einen Theil seines naturphilosophischen Systemes bildeten. Die Einheit des thierischen Baues, die, nur im Menschen ebenmässig entfaltet, durch das Ueberwiegen des einen oder des andern Organsystems die Mannichfaltigkeit der Organisation hervorgehen lassen sollte, bildete eine wesentliche Grundlage neben der Annahme einer stufenweisen Entwickelung der Organisation in der Reihe der Organismen. Diese Entwickelung vom Niederen zum Höheren erscheint nach OKEN auch im Individuum und es ist die Reihe der zu durchlaufenden Stufen um so länger, je vollkommener die Organisation ist. Diese genetische Auffassung der Organismen, ein Ausfluss der von neuem der Embryologie sich zuwendenden Forschung, für die OKEN selbst fördernd thätig war, gab vielfache Anregungen zu wichtigen Entdeckungen, und änderte die ganze Aufgabe der vergleichenden Anatomie aus einer Nachweisung der Verschiedenheit in die Erkenntniss des Gemeinsamen ab. Wenn vorher auch ähnliche Versuche bestanden, so war doch keiner ein Bestandtheil eines vollkommenen Systems, das als ein philosophisches über alle Erkenntnissgebiete des menschlichen Geistes in gleichmässiger Durchbildung sich erstrecken sollte, wenn es auch das, dessen es sich vermass, nicht erfüllt hat. Es ist natürlich dass eine Lehre, die das an sich Unverständliche der Einzelerscheinung zu erklären scheint und über dem chaotisch zusammengehäuften Materiale von reinen Thatsachen die Leuchte der Erkenntniss entzündete, sofort zur Begeisterung hinriss. Wie viel hatte nicht die zuvor schon von GOETHE erkannte, aber auch von OKEN, wie wir annehmen müssen, selbständig gefundene und weiterentwickelte Bedeutung der Schädelknochen in der Wirbeltheorie des Schädels für das Verständniss des Skeletbaues der Wirbelthiere geleistet? Was war nicht zu hoffen von der Metamorphosenreihe, welche der Embryo durchlief?

Mit diesem vielversprechenden Aufschwung hielt die Fortentwickelung der Wissenschaft auf empirischer Unterlage nicht gleichen Schritt. Die früher allzu einseitig in den Vordergrund getretene Beobachtung wurde durch rein speculative Erkenntnissversuche aus ihrem Rechte gedrängt, oder es dienten nur ungenügend erkannte Thatsachen als Basis für weittragende Folgerungen. Die Natur kann eben nicht auf dem »blossen Wege des Denkens

construirt« werden. Sie will beobachtet sein. Dieser in Deutschland aufstrebenden Richtung entsprach eine fast gleichzeitig im westlichen Nachbarlande sich entwickelnde, an deren Spitze Et. Geoffroy St. Hilaire (1772—1844) stand. Anknüpfend an die Ideen Buffon's von der Einheit der thierischen Organisation suchte er die Verschiedenheit des Baues aus Modificationen Einer Grundform abzuleiten, und aus der unveränderlichen Abhängigkeit der Organe ein allgemeines Gesetz zu entwickeln. Er wies zuerst ausführlicher nach, dass ein und dasselbe Organ in der Thierreihe sehr verschiedene Verrichtungen besitzen und demgemäss vielfach umgestaltet sein kann, ohne seine anatomische Identität mit anderen aufzugeben. Damit wird das Organ zum ersten Male einer rein anatomischen Beurtheilung unterstellt, und die französische Schule unterscheidet sich darin von der deutschen, welche die Gleichwerthigkeit der Organe auf die oft in der gezwungensten Weise dargelegte Gleichwerthigkeit der Verrichtungen zu stützen suchte. Aber die »Philosophie anatomique« oder »Anatomie transcendante«, wie sich diese Richtung nannte, stand trotz jenes glücklichen und folgenschweren Gedankens doch weit hinter der deutschen Naturphilosophie, und zwar vornehmlich desshalb, weil sie auf das genetische Element keine Rücksicht nahm. Wenn auch Einzelne, wie Blainville, die Nothwendigkeit einer Einsicht in die Entwickelung der Organe deutlich aussprachen, so wurde doch von ihnen weder das bereits auf embryologischem Gebiete Geleistete benützt, noch irgend ein nennenswerther Versuch gemacht, auf jenem Gebiete festen Fuss zu gewinnen. Als Folge hiervon kann eine gewisse Unfruchtbarkeit nicht verkannt werden. Im heftigen Kampfe mit einer andern gleichzeitig sich zur Geltung emporringenden Auffassungsweise wurde zwar viel des Trefflichen zu Tage gefördert, allein die Geoffroy'sche Richtung unterlag, ohne dass sie entwickelungsfähige Keime der Wissenschaft zugeführt hätte. Die Bedeutung der Naturphilosophie für die Entwickelung der vergleichenden Anatomie ist sehr verschiedenartig aufgefasst worden. Der Mehrzahl gilt diese Richtung als eine Hemmung der gesunden Entwickelung, ja als eine gewaltsame Ueberstürzung. In der That gehört sie zu jenen Erscheinungen, die paroxismusartig im geistigen wie im socialen Leben der Völker nach längerer Ruhe die Schranken durchbrechend und neue Bahnen aufsuchend, den Beginn eines Umschwunges bezeichnen, den sie nicht zu Ende führen. Die Naturphilosophie war so eine Signatur der Zeit, und beherrschte auch Solche, die ihr ferne zu stehen glaubten. Fast alle bedeutenderen Anatomen jener Periode sind durch sie hindurch gegangen, auch jene, die sich als ihre Gegner erklärten, haben Impulse von ihr empfangen. Die meist unverständliche oft lyrisch erregte Sprache, die sich nicht selten in den kühnsten Bildern ergeht, hat viel zur Discreditirung der Naturphilosophie beigetragen. Der Kern der Verirrung lag aber in der Methode, indem die Thatsachen nach Gesetzen beurtheilt wurden, die nicht auf dem Wege der Erfahrung gefunden waren. Mit der französischen »Philosophie anatomique« hat die deutsche Naturphilosophie keinen inneren Zusammenhang. Erstere verdient nicht den Namen Philosophie, da sie sowohl der methodischen Grundlage entbehrte, als auch in ihren Zielen unklar und unbestimmt war.

Im Gegensatze zu dieser eine Zeit lang epochemachenden Erscheinung steht der Franzose LAMARCK, der in seiner von den Zeitgenossen ignorirten, von den Späteren vergessenen »Philosophie zoologique« (1809) in klarster Weise die erst ein halbes Jahrhundert später zur Geltung kommende Descendenztheorie darlegte, und damit als Vorläufer einer Periode gelten kann, die erst jetzt sich zu entwickeln beginnt. Die Ausbildung eines Organs steht mit dessen Function oder vielmehr mit dem Gebrauch desselben in engstem Zusammenhang. Ein Organ kann sich umbilden durch einseitigen Gebrauch, es kann sich rückbilden, wenn seine Function ruht und kann damit rudimentär werden, schwinden. Grössere Präcisirung und consequentere Durchführung unterscheiden diesen Versuch vortheilhaft von anderen ähnlichen Bestrebungen der naturphilosophischen Schule.

Ueber C. F. WOLFF und sein Verhältniss zu HALLER s. KIRCHHOFF in der Jenaischen Zeitschrift für Med. u. Naturwissenschaft, IV. S. 193. Ueber VICQ D'AZYR, GEOFFROY ST. HILAIRE und OKEN s. O. SCHMIDT, die Entwickelung der vergleichenden Anatomie.

§ 7.

Noch bevor die speculative Richtung der Forschung ihren Höhepunct erreicht hatte, war ein Mann aufgetreten, dessen Talent und Eifer einen mächtig umgestaltenden Einfluss ausübten. Das war GEORGE CUVIER (1769—1832). Durch Ausdehnung der anatomischen Untersuchung über die Organisation fast aller Abtheilungen des Thierreichs beherrschte er nicht nur eine grosse Summe von Thatsachen, gegen welche das vor ihm erforscht Gewesene fast zurücktritt, sondern er suchte auch diese Thatsachen zu ordnen, sie geistig zu durchdringen. Darin mag deutscher Einfluss — durch die Beziehungen zu KIELMEIER — sich geltend gemacht haben, eine genaue Prüfung lässt dies jedoch keineswegs so bestimmt erscheinen, wie die übliche Meinung es darlegt. Das Organ schien ihm nur aus der Kenntniss des ganzen Organismus verständlich, denn nur durch das Zusammenwirken der einzelnen Organe ergibt sich die Bedingung der Existenz des Organismus, und damit tritt die Anatomie als Kenntniss der Organe nur als ein Theil der Zoologie auf, die die Kenntniss des Ganzen begreift. Scharfe Begrenzung der Function der Organe ist wichtigste Aufgabe. Aus der Function bestimmt sich das Organ. Das Zusammenwirken der Organe ist wieder bedingt von der wechselseitigen Abhängigkeit der Organe von einander, und daraus ergibt sich das wichtige Gesetz der Wechselbeziehung (Corrélation) der Theile, dessen bedeutende Tragweite CUVIER in der Erklärung fossiler Thierreste gemessen hat.

Der Ansicht von der Einheit des thierischen Organisationsplanes stellte CUVIER, freilich nicht als der erste, den Nachweis von vier verschiedenen Grundformen entgegen, innerhalb welcher durch Modification und Ausbildung einzelner Theile die Mannichfaltigkeit der Formen hervorgehe. Das Nervensystem, welches den die Wesenheit des Thieres ausmachenden Verrichtungen der Bewegung und Empfindung vorstehe, ist das den Bau des ganzen Körpers Bestimmende. Ihm ist die übrige Einrichtung angepasst. Jede dieser sich über einander erhebenden Grundformen oder Typen zeigt

verschiedenartig ausgebildete Zustände, die unter sich Gemeinsames haben, aber von denen anderer Typen verschieden sind. Es ist demnach die Annahme verwerflich, dass ein einem höheren Typus angehöriges Geschöpf als Embryo die Zustände anderer Typen durchlaufe, dass z. B. ein Wirbelthier einmal Wurm, dann Mollusk etc. sei, wie es die naturphilosophische Schule aufgestellt hatte. Diese Auffassung des Thierreichs mit Zugrundelegung der Typenlehre wies die vergleichende Anatomie auf eine wesentlich neue Bahn, und durch die Beschränkung der Vergleichung auf das typisch Gleichartige zeigte sich die Mannichfaltigkeit der Organisationen zum ersten Male im Lichte der natürlichen Verwandtschaft. Die Helle dieses Lichtes wird aber getrübt durch den Mangel der Synthese. Jene Verwandtschaft erscheint nur symbolisch, denn die thierische Form ist nach Cuvier starr, die Art ist unveränderlich, denn Arten haben sich seit Jahrtausenden unverändert forterhalten. Dieser irrige Schluss war gegen Lamarck und Geoffroy gerichtet. Das Ansehen Cuvier's vermochte ihm auf lange Zeit zu tragen.

An die Bestrebungen Cuvier's, in der Organisation gesetzmässige Erscheinungen zu erkennen, reihen sich jene von J. F. Meckel (1781—1833). Zwei Erscheinungen werden von ihm als Bildungsgesetze aufgestellt: die Mannichfaltigkeit und die Aehnlichkeit oder Reduction. Die erstere begreift die Verschiedenheiten nicht blos der anatomischen, sondern auch der functionellen Verhältnisse. In ihr setzt er ein zoologisches System auseinander, denn die Eintheilung beruht auf Unterscheidung, und so läuft endlich das ganze Gesetz auf blosse Beschreibung von Zahl-, Gestalt- und Lageverhältnissen von Körpertheilen hinaus.

Wichtiger ist das Gesetz der Aehnlichkeit; es soll nachweisen, dass die verschiedenen Formen mehr oder weniger auf einander zurückführbar sind, dass also allen thierischen Bildungen Ein Typus zu Grunde liegt, wovon sie nur Modificationen vorstellen. Es ist dies ein Gedanke, der der damaligen Naturphilosophie entsprungen war. Es ist klar, dass es sich auch hier nicht um ein Gesetz, sondern nur um eine Erscheinung handelt, deren Erkenntniss an sich für die vergleichende Anatomie zwar von hohem Belange war, die aber in der von Meckel gefassten Ausdehnung eine Verkennung der typischen Verschiedenheit involvirte. Wie sehr sich aber gerade die Typenlehre für unsere Wissenschaft als bewegendes Moment erwies, das zeigt der Einfluss, den die Ausbildung dieser Lehre durch C. E. v. Baer im weiteren Verlaufe gewann.

Wie Cuvier zur Erkenntniss fundamentaler Verschiedenheit der Organisationen durch extensive anatomische Untersuchungen geführt worden war, so kam v. Baer, unabhängig von Cuvier, zu demselben Ziele durch die Intensität der Forschung auf dem Gebiete der Entwickelungsgeschichte. Diese Verschiedenheit der eingeschlagenen Wege äussert sich in den Auffassungen beider Forscher unverkennbar, und dem beschränkteren Ideenkreise des grossartiges Material vorführenden Anatomen stellt sich die Fülle und Tiefe der Gedanken, wie sie der Begründer der deutschen Embryologenschule in seinen Reflexionen über die Entwickelungsgeschichte der Thiere kundgibt, glänzend gegenüber.

Die Typen sind nach v. Baer nicht blos durch das Nervensystem charakterisirt, sondern in allen Beziehungen der Theile zu einander bis in die tiefsten Stufen der Organisation. Jeder Typus hat seine eigenen Organe, welche sich nie ganz so in anderen wiederfinden. Innerhalb jedes Typus kommt durch organologische und histologische Sonderung eine Reihe von Zuständen zur Erscheinung, durch welche die verschiedengradige Ausbildung des Typus ausgedrückt ist. Auch diese Differenzirung ist keine stufenweise, und in jedem Typus sind wieder selbständige Reihen, die nicht zu einander hinführen, bemerkbar. Dadurch ist keiner der Typen an sich einem andern untergeordnet, vielmehr treten in jedem derselben hochdifferenzirte Formen auf, die über die organologisch weniger gesonderten Formen anderer Typen sich erheben. Wenn v. Baer schon durch diese Auffassung der Typen in die Beziehungen der thierischen Organismen viel bestimmter eingeht als Cuvier, so kommt ihm ein ebenso grosses Verdienst noch dadurch zu, dass er die Genese des Organismus für die Beurtheilung desselben für unerlässlich hielt. Das Werden erklärt das Gewordene, und die Entwickelung zeigt, indem sie auf Differenzirung beruht, das Zusammengesetzte in seinen einfachen Anfängen, wodurch sie die im vollendeten Zustande verhüllten Beziehungen erkennen lässt. Mit den Thatsachen der Entwickelung bekämpfte v. Baer die Ansicht von dem Durchlaufen des Embryo durch differente Typen, und erwies zugleich, wie gerade das allgemein Charakteristische des jeweiligen Typus das zuerst am Embryo sich Aeussernde sei, welches ihn von anderen Typen bestimmt ausschliesse.

Die von Cuvier und v. Baer der vergleichenden Anatomie angewieseue Richtung ward auf lange Zeit hin zur maassgebenden, und die Weiterentwickelung bestand im rüstigen Fortbaue auf der gegebenen Grundlage. Die unsere Kenntnisse von den Organismen fördernden Leistungen sind bald Bearbeitungen einzelner Organsysteme, bald anatomische Monographieen einzelner Arten oder auch grösserer Abtheilungen des Thierreichs, und Tiedemann, G. R. Treviranus und Meckel ragen hier unter vielen hervor. Die vergleichende Anatomie bildet zwar noch vielfach einen Bestandtheil der in weiterem Sinne — als Biologie — gefassten Physiologie, und ihre Resultate gehen als Lehrsätze in die physiologischen Handbücher über, die mit der Mannichfaltigkeit der Lebenserscheinungen des Thierleibes auch dessen Bau berücksichtigen. Aber auch die selbständige Behandlung in Lehr- und Handbüchern wird häufiger, und damit tritt die vergleichende Anatomie in weitere Kreise und befestigt sich in dieser Stellung, indem sie allmählich zum speciellen Lehrgegenstande wird.

Die von Baer zuerst richtig hervorgehobene Bedeutung der genetischen Methode zeigt sich in den zahlreichen unübertroffenen Arbeiten von H. Rathke (1793—1860) und Joh. Müller (1801—1858). Während der erstere von der Entwickelung ausgeht und bei den verschiedenen Stadien der Bildung eines Organsystemes auf die diesen entsprechenden bleibenden Verhältnisse anderer Thiere verweist, nimmt Joh. Müller den Ausgang seiner Vergleichungen von den vollendeten Einrichtungen, um auf die Entwickelung zurückzugehen, wo aus diesen Aufschlüsse sich ergeben. Seine unter bescheidenem Titel

als »vergleichende Anatomie der Myxinoiden« herausgegebenen Untersuchungen über Wirbelthiere werden stets ein Muster in jenem Sinne geführter vergleichender Forschung bilden. Müller ist aber mehr Physiolog, die Function eines Organes hindert ihn häufig an der richtigen Deutung, indess Rathke, obgleich nicht minder vorsichtig, doch unbefangener ist. Wie Müller und Rathke in Deutschland die vergleichende Anatomie über die von Cuvier gesteckten Grenzen durch grossartig ausgedehnte Untersuchungen wie durch sorgfältigere Methode erweiterten, wird in England von Owen die wissenschaftliche Unterlage selbst durch genauere Begriffsbestimmungen fortgebildet und speciell die vergleichende Osteologie zu einem System abgeschlossen, an welchem die scharfsinnige Ausführung eben so sehr unsere Bewunderung verdient, als gegen dessen thatsächliche Begründung Bedenken entstehen müssen. Auch die Skeletreste der untergegangenen Thiergeschlechter liefern seit Cuvier für die vergleichende Anatomie fruchtbares Material, und ihre Organisationen fügen sich, einmal erkannt, in die Reihen der lebenden, die vielfach von ihnen ergänzt werden. In dieser Hinsicht sind die Leistungen Owen's im Behandeln der fossilen Reptilien und Vögel, sowie Agassiz's Werk über die fossilen Fische epochemachend.

Ein gleich reiches Arbeitsfeld bietet sich in der Durchforschung der niederen Thierwelt dar; sie fesselt zahlreiche Beobachter ans Mikroskop, viele führt sie an die Seeküsten. Nicht mehr die äussere Form, sondern vorzugsweise die Organisation aufzuklären ist Aufgabe geworden. Freilich ist es auch hier wieder vorwiegend die Beschreibung des Thatsächlichen, und häufig kann man sagen, dass nur der Ort gewechselt habe, und die Methode dieselbe geblieben sei. Wichtige Entdeckungen in allen Organsystemen modificiren die früheren Auffassungen, ändern viele davon von Grund aus. Die Lehre von der typischen Verschiedenheit erhält dadurch neue Befestigung, und auch das fortgesetzte Studium der Entwickelungsweisen vermag sie nur zu unterstützen. Neben der Structur des Organismus ist es noch die Textur der Organe, die gleiche Beachtung auf sich zog, und die Ausbildung der Gewebelehre, seit Schwann derselben mit der Aufstellung der Zellentheorie ein wissenschaftliches Fundament gab, hat gleichfalls einen bedeutenden Antheil an den Fortschritten der vergleichenden Anatomie genommen. Indem die Gewebelehre den Anlass gab, die Organe an sich genauer kennen zu lernen, lieferte sie damit einen festeren Grund zu deren Vergleichung. Besonders für die wirbellosen Thiere, wo die Organbestimmung meist von der genaueren Kenntniss von deren Textur abhängt, war das von grossem Belang. So hat bis zur zweiten Hälfte dieses Jahrhunderts die vergleichende Anatomie sich nicht nur ein weites Feld gewonnen, sondern auch von vielen Seiten her eine wissenschaftliche Gestaltung versucht.

§ 8.

Die mächtige Erweiterung, welche während des letzten Vierteljahrhunderts unsere Kenntnisse vom Baue thierischer Organismen allseitig erfuhren, lässt mit Recht einen entsprechenden Ausbau der Wissenschaft erwarten. Aber das vielfach planlos gewonnene Material harrt zum grössten Theile noch

der geistigen Bewältigung und Durchbildung. Die Kenntniss ist der Erkenntniss weit vorausgeeilt, und das glänzende Bild von dem Zustande der Wissenschaft verliert viel von seinem Schimmer, sobald wir einsehen, dass der Fortschritt seit Cuvier und v. Baer fast nur eine Häufung von Thatsachen war. Um so dringender tritt an uns die Anforderung heran, zu sichten und zu ordnen, und durch planmässiges Vergleichen den Zusammenhängen der Organisationen nachzugehen.

Eine solche Weiterentwickelung ist bereits vorbereitet durch Darwin's Lehre. Während schon zu Anfange dieses Jahrhunderts Lamarck, und auch theilweise die naturphilosophische Schule in Deutschland, sowie einzelne Spätere die Mannichfaltigkeit der Organismen durch allmähliche Umbildung zu erklären versuchten, wird durch Darwin die Entstehung der Art aus der Variation durch natürliche Züchtung (natural selection) erklärt. Letzteres Moment vervollkommnet die Lehre zur Theorie und unterscheidet sie wesentlich von früheren ähnlichen Bestrebungen. Es lässt diese Theorie das bisher als »Bauplan« oder »Typus« Bezeichnete als die Summe der in der thierischen Organisation durch Vererbung sich fortsetzenden Einrichtungen erscheinen, während sie die Modificationen ihrer Einrichtungen als Anpassungszustände erklärt. Vererbung und Anpassung sind somit die zwei wichtigen Momente, aus denen sowohl die Mannichfaltigkeit der Organisation als das Gemeinsame derselben verständlich wird. Auf dem Standpuncte der Descendenztheorie hat die »Verwandtschaft« der Organismen ihre bildliche Bedeutung verloren. Wo wir durch präcise Vergleichung nachgewiesene Uebereinstimmung der Organisation treffen, deutet diese, als eine vererbte Erscheinung, auf gemeinsame Abstammung hin. Durch die mannichfachen aus der Anpassung erworbenen Umwandlungen die Organe Schritt für Schritt zu verfolgen, wird zur Aufgabe, und es kann nicht mehr genügen, aus entfernten Aehnlichkeiten jene Beziehungen abzuleiten. Die vergleichende Anatomie wird dadurch auf eine strengere Methode verwiesen und ganze Reihen von Vergleichungen werden hinfällig, jene nämlich, die willkürlich nur das einzelne Organ im Auge haben, ohne vorher zu prüfen, ob die Verhältnisse des Gesammtorganismus verschiedener Formen die Möglichkeit des Bestehens einer nähern Verwandtschaft zulassen.

An der vergleichenden Anatomie wird die Descendenztheorie zugleich einen Prüfstein finden. Bisher besteht keine vergleichend-anatomische Erfahrung, die ihr widerspräche, vielmehr führen uns alle darauf hin. So wird jene Theorie das von der Wissenschaft zurück empfangen, was sie ihrer Methode gegeben hat: Klarheit und Sicherheit.

Die Descendenztheorie wird so eine neue Periode in der Geschichte der vergleichenden Anatomie beginnen. Sie wird sogar einen bedeutenderen Wendepunct bezeichnen, als irgend eine Theorie in dieser Wissenschaft vorher vermocht hat, denn sie greift tiefer als alle jene, und es gibt kaum einen Theil der Morphologie, der nicht auf's Innigste von ihr berührt würde. Darnach lässt sich auch ihre Tragkraft bemessen für die fernere Entwickelung und Fortbildung der vergleichenden Anatomie. Wenn wir dabei noch beachten, wie die Zahl Derer, die jene Theorie und ihre Bedeutung verstanden

2*

haben, wenn auch noch klein, doch in stetigem Wachsen begriffen ist, und sogar aus den Reihen früherer Bekämpfer sich mehrt, so wird die Erwartung eines dadurch eingeleiteten günstigen Umschwunges keine unberechtigte sein.

Literatur.

§ 9.

Von den literarischen Hilfsmitteln beim Studium der vergleichenden Anatomie sind folgende anzuführen:

A. Für Morphologie zur Einführung und Orientirung:

LEUCKART, R., Ueber die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Braunschweig 1848.

CARUS, V., System der thierischen Morphologie. 1853.

BRONN, Morphologische Studien über die Gestaltungsgesetze der Naturkörper. Leipzig und Heidelberg 1858.

Als Hauptwerk und wissenschaftliche Grundlage aller Zweige der Morphologie:

HÄCKEL, E., Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der Formenwissenschaft, mechanisch begründet durch die von CH. DARWIN reformirte Descendenztheorie. 2 Bde. Berlin 1866.

B. Für vergleichende Anatomie:

a. Von umfangreicheren Werken über das ganze Gebiet:

CUVIER, G., Leçons d'anatomie comparée recueillies et publiées par DUMÉRIL et DUVERNOY. 5 vols. Paris 1799—1805. Unter dem Titel: Vorlesungen über vergl. Anatomie, übersetzt und mit Anmerkungen versehen von H. FRORIEP und J. F. MECKEL. 4 Bde. Leipzig 1809—10.

— Leçons etc., recueillies et publiées par DUMÉRIL. Seconde édition. Tomes 8. Paris 1835—46.

MECKEL, J. F., System der vergleich. Anatomie. 6 Bde. Halle 1821—33 (unvollendet, Geschlechtsorgane fehlen).

MILNE-EDWARDS, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. T. I—VIII. Paris 1857—65.

LEYDIG, F., Vom Bau d. thierischen Körpers. I. Band. 1. Hälfte. Tübingen 1864.

b. Theile der vergleichenden Anatomie behandeln ausführlicher:

HUXLEY, TH. H., Lectures on the elements of comparative anatomy. (On the classification of animals and on the vertebrate skull.) London 1864.

OWEN, R., On the anatomy of vertebrates. (Comparative anatomy and physiology of vertebrates. Vol. I. II. III. London 1866—68.

c. Als Lehr- und Handbücher der vergleichenden Anatomie:

CARUS, C. G., Lehrbuch der Zootomie. Leipzig 1818. Zweite Auflage als Lehrbuch der vergl. Zootomie. 2 Bde. Leipzig 1834.

WAGNER, R., Handbuch der vergleichenden Anatomie. 2 Bde. Leipzig 1834. Neue Auflage als: Lehrbuch der Zootomie. 2 Bde. Leipzig 1843—48. (Zweiter Band, die Anatomie der wirbellosen Thiere enthaltend, von H. FREY und R. LEUCKART.)

v. Siebold und Stannius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 2 Bde. Berlin 1845—48. Zweite Auflage als Lehrbuch der Zootomie. Bis jetzt nur Bd. I Heft 1—2, Anatomie der Fische und Amphibien enthaltend, erschienen.
Schmidt, O., Handbuch der vergl. Anatomie. Fünfte Auflage. Jena 1865.
Owen, R., Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals. London 2. Auflage 1855. — Of the vertebrate animals P. I. Fishes. London 1846.
Jones, Rymer, General outline of the organisation of the animal kingdom, and manual of comparative anatomy. 2 Edit. London 1855.
Bergmann, C. und Leuckart, R., Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreiches. Stuttgart 1852.
Harting, P., Leerboek van de Grondbeginselen der Dierkunde in haren geheelen Anvang. Deel I—III. Tiel 1864—69. Enthält auch die vergl. Anatomie.

d. Iconographische Darstellungen vom Baue der Thiere bieten:

Carus, C. G. und Otto, Erläuterungstafeln zur vergleich. Anatomie. 8 Hefte. Leipzig 1826—52.
Wagner, R., Icones zootomicae. Handatlas zur vergl. Anatomie. Leipzig 1841.
Schmidt, O., Handatlas der vergl. Anatomie. Jena 1852.
Carus, V., Icones zootomicae. Leipzig 1857. Erste Hälfte. (Wirbellose Thiere.)
Blanchard, L'organisation du regne animal. Livraison 1—40. Paris 1851—68.
Leydig, F., Tafeln zur vergl. Anatomie. Erstes Heft. Tübingen 1864.

Wichtig für vergleichende Anatomie sind ferner:

Todd, Cyclopaedia of Anatomy and Physiol. 5 vols. London 1835—59.

dann einige ältere Handbücher der Physiologie. So:

Burdach, C. F., die Physiologie als Erfahrungswissenschaft, mit Beiträgen von C. v. Baer, Dieffenbach, J. Müller, R. Wagner. 6 Bde. Leipzig 1826—40. In zweiter Auflage mit Beiträgen von E. Meyer, H. Rathke, C. v. Siebold und G. Valentin. Leipzig 1855—57.
Müller, J., Handbuch der Physiologie des Menschen. 2 Bde. 4. Auflage. Coblenz 1844.

Vergleichende Gewebelehre behandelt:

Leydig, F., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankf. 1857.

Von periodisch erscheinenden Schriften, welche Beiträge zur vergleichenden Anatomie liefern, oder doch Beschreibung anatomischen Materials geben, nenne ich einige der wichtigeren mit dem Bemerken, dass die in Klammern angeführten Buchstaben die Bezeichnung sind, unter der die bezüglichen Citate zumeist von mir aufgeführt werden:

Archiv für Physiologie (A. Ph.) von J. C. Reil und Autenrieth. 12 Bde. Halle 1796—1815, davon Fortsetzung: Deutsches Archiv für Physiologie von J. F. Meckel. 8 Bde. Halle 1815—23. Als Fortsetzung: Archiv f. Anatomie u. Physiolog. (A. A. Ph.) v. J. F. Meckel. 6 Bde. 1826—32. Als Fortsetzung: Archiv f. Anat., Phys. u. wiss. Medizin (A. A. Ph.) von J. Müller; nach dessen Tode von C. B. Reichert u. E. Du-Bois Reymond. 1834—69.
Isis von Oken. Leipzig 1817—48. — Zeitschrift für Physiologie (Z. Ph.) von Tiedemann und Treviranus. 5 Bde. Heidelb. u. Leipzig 1824—1833. — Archiv für Naturgesch. (Arch. N.) von Wiegmann, fortges. v. Erichson u. Troschel. Berlin 1835—69. — Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

(Z. Z.) von v. Siebold und Kölliker. 20 Bde. Leipzig 1849—1869. — Annales des sciences naturelles (Ann. sc.) p. Audouin, Brogniart et Dumas. 30 vols. Paris 1824—33. Dieselben, Zoologie. 2de Série par Audouin et Milne-Edwards. 20 vols. 1834—43. Dieselben: 3^{me} Série. 20 vols. 1844—1853. — 4^{me} Série. 20 vols. 1854—1864. 5^{me} Série 1—5 vol. 1865—69. Annals and magazine of natural history (Ann. nat.) Series I, II, III. London 1838—66.

Von Academieen herausgegebene Schriften:

Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae (N. A. L. C.). — Abhandlungen (A. B.) und Monatsberichte (M. B.) der Königl. Acad. der Wissenschaften zu Berlin. — Denkschriften (D. W.) und Sitzungsberichte (S. W.) der Kais. Academie zu Wien. — Philosophical Transactions of the royal Society (Phil. Tr. R. S.) London. — Transactions of the zoological Society (Tr. Z. S.) London. — Mémoires de l'Academie des Sciences de l'Instit. de France (M. A. Fr.) Paris. — Mémoires présentés par divers Savans à l'Acad. des Sc. (M. A. Fr. S. étr.) Paris. — Annales du Muséum d'hist. naturelle (Ann. Mus.): als Fortsetzungen: Mémoires du Muséum (Mém. Mus.), Nouvelles Annales du Muséum (N. Ann. Mus.) und Archives du Muséum (Arch. Mus.) Paris.

Als Nachweise der Literatur sind von Bedeutung:

Assmann, F. W., Quellenkunde d. vergl. Anat. Braunschweig 1847.

Engelmann, W., Bibliotheca historico-naturalis. Verzeich. der Bücher über Naturgeschichte, welche in den Jahren 1700—1846 erschienen sind. Bd. I. Leipzig 1846.

Carus, J. V. u. Engelmann, W., Bibliotheca zoologica. Verzeichn. d. Schriften über Zoologie etc. v. J. 1846—1860. 2 Bde. Leipzig 1861.

Vom Objecte der vergleichenden Anatomie.

Thier und Pflanze.

§ 10.

Indem die Aufgabe der vergleichenden Anatomie in den Beziehungen der Organisation der Thiere gegeben ist, wird es zur Bestimmung des allgemeinen Objectes nöthig sein, auf die Frage einzugehen, ob und in welcher Weise die beiden Reiche der organischen Natur von einander sich abgrenzen, und ob Thier und Pflanze von einander fundamental verschiedene Organismen seien. Je nach dem eine geringere oder grössere Summe von Erfahrungen umfassenden Zustand der Wissenschaft sind diese Fragen verschieden beantwortet worden. So lange man in beiden Reichen nur die differenzirten Zustände im Auge hatte, war es leicht, für die Begriffe Thier und Pflanze bestimmte Charakteristica zu finden, und so beide Reiche von einander getrennt zu halten. Je mehr die fortschreitende Erkenntniss auf niedere Organismen, deren Bau und Lebenserscheinungen aufhellend, sich ausdehnte, desto mehr mussten die vorher aufgeführten Schranken geändert werden, bis sie endlich gänzlich fielen. Man musste anerkennen, dass die früher und zwar immer subtiler aufgestellten Unterschiede keine durchgreifenden waren, dass Eigenthümlichkeiten, die vordem in einem der beiden Reiche beobachtet waren, in dem andern keineswegs fehlten, ja sogar bei ganz entschiedenen Angehörigen dieses Reiches in deutlicher Ausprägung vorkamen.

So begründete sich allmählich die Anschauung, dass Thier- und Pflanzenreich in ihren einfachsten Lebenszuständen keinerlei Abgrenzung von einander zuliessen, dass vielmehr unter ganz unanselmlichen Veränderungen eines ins andere übergehe. Man kann sich hiernach Thier- und Pflanzenreich in Gestalt zweier von einem Puncte aus divergirender Linien denken. Wie jeder Punct einer Linie von dem entsprechenden der anderen um so weiter entfernt ist, je ferner er dem gemeinsamen Ausgangspuncte liegt, so findet man auch die Verschiedenheiten in beiden Reichen um so bedeutender, je mehr man sich von den niederen Zuständen, d. i. dem Indifferenzpuncte entfernt. Bei dem mangelnden Durchgreifen der bisher aufgesuchten Verschiedenheiten zwischen den als niedere Pflanzen- und Thierformen betrachteten Organismen formt sich aus diesen Wesen ein Grenzgebiet, welches man entweder als ein für sich bestehendes, indifferente Zwischenformen umschliessendes Mittelreich (das Reich der Protisten nach Haeckel) ansehen, oder

nach Willkür dem einen oder dem anderen Reiche einverleiben kann. Weder in dem einen noch in dem anderen Falle entgeht man der Nothwendigkeit für Thier oder Pflanze zuvor ein Merkmal suchen zu müssen, wenn man nicht etwa den in keiner Wissenschaft zulässigen Weg einschlagen will, mit unbekannten Begriffen zu operiren. Von allen Merkmalen, die sich an Thier oder Pflanze erkennen lassen, werden die das Ganze des Organismus erfassenden die untrüglichsten sein. Sie können entweder die physiologische oder die morphologische Seite betreffen. Für erstere fehlt uns aber ein richtiger Maassstab der Beurtheilung, da die Verrichtungen des Körpers niederer Organismen noch nicht Gegenstand genauer Forschungen geworden sind. Wir werden uns daher an das Morphologische halten müssen, und werden bei der Abhängigkeit der Leistungen von der Organisation am wenigsten einseitig verfahren.

Eine Verschiedenheit im Baue der als Thiere oder als Pflanzen bezeichneten Organismen zeigt sich in der Art der histiologischen Differenzirung. Im Thierreiche bilden die Formelemente des Körpers miteinander continuirliche Einrichtungen, Organsysteme, wie Muskel- und Nervensystem, bei welchen nicht nur Summen von gleichartigen Formelementen unmittelbar vereinigt sind, sondern auch verschiedenartige unter sich zusammenhängen. Die Individualität der Formelemente geht dabei grossentheils verloren, indem sich Complexe bilden, sei es durch Verschmelzung getrennter, sei es durch unvollständige aber fortgesetzte Theilung anfangs einheitlicher Elementartheile. Bei der Pflanze dagegen behält das Formelement seinen individuellen Charakter. Nur transitorisch finden sich unter einander inniger vereinigte Zellen vor. So verschiedenartig auch hier die Verhältnisse der Formelemente durch Differenzirung des Organismus sich gestalten können, so gehen sie doch fast keine Verschmelzungen ein, sondern bleiben durch Abscheidungen (die sogenannte Membran der Pflanzenzelle) von einander getrennte Gebilde. Wenn wir diese Erscheinung der Begriffsbestimmung von Pflanze und Thier zu Grunde legen, so schliessen sich einmal die einzelligen Organismen, dann auch jene niederen mehrzelligen Wesen, deren Formelemente von einander getrennt bleiben, oder nicht in Gewebscomplexe verschmelzen, vom Thierreiche aus, und können entweder dem Pflanzenreiche einverleibt oder als jenem bereits oben angeführten Zwischenreiche angehörig betrachtet werden. Durch diese Unterscheidung soll das sich Näherstehende auch begrifflich enger verbunden, nicht aber das Bestehen einer absoluten Verschiedenheit und einer dadurch gebildeten Kluft ausgedrückt werden, durch welche die gesammte Organismenwelt in mehrere scharf geschiedene grosse Abtheilungen getrennt wäre.

Die Idee des Gemeinsamen wird durch Hervorhebung von Verschiedenheiten nicht verletzt. Durch diese bilden wir uns nur genauere Vorstellungen und die Grundlagen zum Weiterbaue besserer Erkenntniss.

Die Kriterien, welche man für Thier und Pflanze aufzufinden bemüht war, gründeten sich bald auf allgemeine, bald auf besondere Verhältnisse, je nachdem man ein grösseres oder kleineres Stück der Form- und Lebenszustände schärfer beobachtet hatte. Der LINNÉ'sche Ausspruch »Lapides crescunt, plantae crescunt et vivunt, animalia cre-

scunt, vivunt, et sentiunt« legt die Empfindung als Unterschied zu Grunde. Das konnte gelten, so lange die endlose Menge kleinster Organismen noch so gut als unbekannt war. Mit ihrem Bekanntwerden schwand der Maassstab für die Beurtheilung der Empfindung, die schon bei höheren Organismen eine vielfach abgestufte ist, immer mehr, und so musste denn bald der Unterschied von der Empfindung aufgegeben werden. Ein anderes Kriterium bildete die Aufnahme fester Nahrungsstoffe ins Innere des Körpers, welche ausschliesslich den Thieren zukommen sollte. Das Vorkommen mundloser unzweifelhafter Thiere, die, den Pflanzen ähnlich, vermittels endosmotischer Vorgänge von der Körperoberfläche her ernährt werden, beraubt jenes Kriterium seiner Allgemeinheit. Die Erscheinung der Ortsbewegung ist ebenso kein durchgreifendes Merkmal, sie ist vielmehr bei allen niederen Organismen in gewissen Zuständen ihrer Entwickelung eine sehr verbreitete, und gerade jene Organe, die wir bei der Locomotion niederer Thiere eine grosse Rolle spielen sehen, nämlich die Wimperhaare, finden sich ebenso an den Schwärmsporen der Algen. Indem man auf diese Bewegung durch Wimperhaare ein allzugrosses Gewicht legte, musste man den Vorgang der Schwärmsporenbildung als eine Entwickelung von Thieren aus pflanzlichen Organismen ansehen, aber der Tadel, den die Schrift Kützing's: »Die Pflanze im Momente der Thierwerdung« auf sich zog, hätte mehr die vorher schon bestehende gänzliche Vernachlässigung von Begriffsbestimmungen treffen müssen.

Als Cilien auch im Pflanzenreiche verbreitet erkannt waren, sollte die Art der Bewegung dieser Härchen den Unterschied abgeben. Die Wimperbewegung pflanzlicher Organismen sollte eine unwillkürliche sein, durch endosmotische Vorgänge vermittelt. Die Bewegung niederer Thiere nahm man als willkürliche an, durch Empfindung vorausgesetzende Willensreflexe vermittelt. Da die Willkür in den Bewegungen jener kleinen Organismen (Infusorien) nur aus der Zweckmässigkeit der Action ersichtlich sein konnte, so war das ganze Kriterium ganz der subjectiven Auffassung des Beobachters anheimgestellt, und es war damit die Willkür ebensowenig erweisbar, wie bei den Bewegungen der Schwärmsporen die physikalische Nothwendigkeit.

Auch die Beschaffenheit der Elementartheile ist in Betracht gezogen worden. Bei den Thieren sollte der »Zelleninhalt«, d. i. das Protoplasma, contractil sein, bei den Pflanzen dagegen unbeweglich. Heute weiss man, dass Bewegungsphänomene dem Protoplasma sowohl der thierischen als der pflanzlichen Zelle zukommen, ja dass die gerade bei Pflanzenzellen so sehr verbreitete »Saftströmung« eine auf Contractilität des Protoplasma beruhende Eigenthümlichkeit ist. Solche Bewegungserscheinungen äussern sich verschieden, je nach dem Verhalten der Oberfläche der Zelle. Bei einem einzelligen Organismus, dessen Oberfläche nicht von einer starren Membran abgegrenzt ist, wird das Protoplasma vermöge seiner Contractilität Gestaltveränderungen der Oberfläche und damit auch Ortswechsel erzielen, indess in jenen Fällen, wo eine feste Hülle das lebendige Protoplasma umschliesst, die Contractilität nur innerhalb dieser Hüllen als Strömung etc. sich äussern kann.

Ausser diesen gemeinsamen Erscheinungen im Pflanzen- wie im Thierreiche treten in den niedren Abtheilungen noch andere deutlicher und auch zahlreicher hervor. Bei den Pflanzen ist es die Bildung der Keimstoffe, Eizellen und beweglicher Fäden, die gerade bei niederen Formen verbreitet sind und an Einrichtungen des Thierreichs erinnern. Bei den Thieren sind es die in den unteren Abtheilungen ausgedehnt vorkommenden ungeschlechtlichen Vermehrungsweisen, durch Sprossung, Knospenbildung etc., die, wie auch ihre Benennungen, dem Pflanzenreiche zugehören. Auch die Bildung von Thierstöcken, sowie der bei vielen derselben waltende Polymorphismus, gehört hierher. Durch diese von einem Reich ins andere sich fortsetzenden Erscheinungen, sowie durch die Inbetrachtnahme der allgemein organischen Einrichtungen kam man zur Erkenntniss des Zusammenhangs beider Reiche. Dass diese erst später erfolgte, ist tief in der Ent-

wickelung des menschlichen Urtheils zu suchen, dessen Anfänge stets analytischer Art sind. Aber mit dem Antritt jener Erkenntniss ist ein anderer Irrthum aufgestiegen, jener nämlich, dass da, wo in der Natur keine scharfe Grenze gezogen sei, auch der urtheilende Verstand keine schaffen durfe und könne. Dann darf auch nicht mehr von Thieren und Pflanzen die Rede sein, denn die Anwendung dieses Begriffes involvirt doch eine bestimmte Vorstellung für denselben, und gerade bei dem Bestehen von beide Reiche mit einander verbindenden Formen wird es Aufgabe, auch eine Begriffsbestimmung zu suchen, die, eben weil jene Scheidung in der Natur nicht besteht, nur eine künstliche sein kann. Sie ist desshalb auch subjectiv, und wie sie auch in ihren Ergebnissen sich darstellen mag, ist sie richtig, so bald das bei ihr angewendete Verfahren ein logisches war. Eine solche Begriffsbestimmung eine dogmatische Annahme zu nennen zeigt vom gänzlichen Verkennen der Natur jeder Begriffsbestimmung. — Das verschiedene Verhalten der Formelemente im Pflanzen- und Thierreich und die so sehr verschiedene Differenzirung derselben ist bereits von SCHLEIDEN (A. A. Ph. 1838. S. 437) gewürdigt worden.

GEGENBAUR, De animalium, plantarumque regni terminis et differentiis. Lipsiae 1860. HÄCKEL, Radiolarien. Berlin 1862, S. 159 u. ff. CLAUSS, Ueber die Grenze des thierischen und pflanzlichen Lebens. Leipzig 1863. Ferner HÄCKEL, Generelle Morphologie I. S. 191.

Vom Baue des Thierleibes.

A. Von den Formelementen.

Die Zelle.

§ 11.

Die lebende Materie erscheint in ihrer einfachsten Form als eine eiweisshaltige Substanz, die man als Plasma oder Protoplasma bezeichnet, und die für unsere optischen Hilfsmittel sich durchaus gleichartig darstellt. Diese Materie tritt in Gestalt kleiner Klümpchen auf. In solchem Zustande treffen wir die einfachsten Organismen. Während bei der gleichartigen Beschaffenheit des Protoplasma, in welchem höchstens noch Körnchen als gesonderte Theile bemerkbar sind, für jene einfachsten Formen eine Abgrenzung nach aussen durch gesonderte Hüllbildungen nicht besteht, kommt auf einer weiteren Stufe eine Umhüllung zu Stande, die aus einer chemisch-physikalischen Veränderung der äussersten Schichte hervorgeht. Dadurch wird das mit allen Lebenserscheinungen und somit auch mit Bewegung ausgestattete Protoplasma von einer mehr oder minder starren Hülle umschlossen, welche die Veränderlichkeit der Gestalt aufhebt, und eine bestimmte Form bedingt. Solche Gebilde können auch in die Zusammensetzung von Organismen eingehen, wie dies bei vielen niederen Pflanzen der Fall ist. Formelemente dieser Art sind von HÄCKEL als Cytode bezeichnet, und dadurch von einer andern, weiter gesonderten Abtheilung mit Recht unterschieden worden.

Bei dieser tritt im Protoplasma ein scharf abgegrenztes festeres Gebilde auf, das man als Kern (Nucleus) bezeichnet. Im Gegensatze zum Protoplasma erscheint der Kern nicht contractil, theilt übrigens nicht nur die meisten Lebenserscheinungen des ihn umgebenden Protoplasma, sondern gibt sich auch als Regulator derselben zu erkennen, indem er viele Erscheinungen einleitet. Solche mit einem »Kerne« versehene Protoplasmaklümpchen nennt man Zellen (Cellulae). Auch diese Gebilde können in diesem Zustande selbständig existirend, Organismen vorstellen, die man als »einzellige« bezeichnet. Indem die Zellen durch Vermehrung Complexe bilden, gehen mehrzellige Organismen hervor. Deren kleinste nicht weiter mehr in gleichartige Gebilde zerlegbare Theile sind Zellen, die daher als Formelemente jener Organismen erscheinen. Dasselbe gilt auch von dem einfacheren Zustande, den Cytoden. Während diese aber ein beschränkteres Vorkommen besitzen, finden wir die Zellen in grösserer Verbreitung im Pflanzenreiche, und im Thierleibe stellen sie die ausschliesslichen Formelemente vor.

Beide Zustände der Formelemente der Organismen müssen zu einander in Beziehung gebracht werden, derart, dass die Cytoden die niedere Form, die Zellen die höhere Form vorstellen. HÄCKEL hat sie zusammen Plastiden genannt. Die Zellen sind die durch Bildung des Kernes complicirteren Formen, die wohl aus Cytoden entstanden sind. Da sowohl die Cytoden als die Zellen an ihrem Protoplasma eine Reihe von Erscheinungen zeigen, die insofern von dem Organismus, von dem jene Gebilde Bestandtheile ausmachen, unabhängig sind, als sie gleichmässig bei allem Protoplasma, wenn auch zuweilen nur in vorhergehenden Zuständen der Entwickelung, sich kundgeben, so kann man den Plastiden nach dieser Seite hin eine selbständigere Bedeutung zuerkennen, und sie als Organismen betrachten: Elementarorganismen BRÜCKE's. Wenn auch das Protoplasma anatomisch nicht weiter zerlegt werden kann, so sind doch seine formellen Lebenserscheinungen derart, dass sie nicht blos einen complicirteren, in der molecularen Beschaffenheit beruhenden Bau voraussetzen lassen, als wir bis jetzt zu erkennen im Stande sind, sondern dass sie darin complicirten Organismen an die Seite gesetzt werden konnen.

§ 12.

Das uns bis jetzt bekannte kleinste Formelement des thierischen Körpers wird durch die Zelle dargestellt. Im indifferenten Zustande, d. i. so lange noch nicht zum Aufbau von bestimmten Geweben Veränderungen in bestimmter Richtung vor sich gingen, erscheinen die Zellen aller thierischen Organismen von wesentlich gleicher Beschaffenheit. Wir unterscheiden an ihnen erstlich das die Hauptmasse des Körpers der Zelle darstellende Protoplasma, eine weiche, eiweisshaltige Substanz, und zweitens ein von dem Protoplasma umgebenes und von ihm differentes, meist festeres Gebilde, den Zellenkern. Die Theilnahme des letzteren an mannichfachen Lebenserscheinungen der Zelle lässt ihn für einen keineswegs untergeordneten Theil des Zellenkörpers ansehen. Zu diesen Theilen der Zelle hat man — früher allgemein — noch eine Membran gerechnet, welche vom Protoplasma als dem Zelleninhalte, verschieden, dasselbe umhüllen sollte, und daraus ist die Vorstellung von der »Bläschenform« der Zelle entstanden. Wenn auch nicht in Abrede gestellt werden kann, dass bei vielen Zellen vom Protoplasma diffe-

rirende Umhüllungen vorkommen, so treffen diese Zustände sich doch niemals im frühesten Leben der Zelle, sondern sind immer das Resultat einer vorgeschrittenen Umwandlung und eines Ueberganges der Zelle in differente Bildungen. Von den Lebensäusserungen der Zellen sind Bewegungserscheinungen in Folge der Contractilität des Protoplasma der Zelle so verbreitet, dass sie sich immer bestimmter als eine Eigenschaft aller nicht weiter differenzirten, somit bezüglich ihres Protoplasma metamorphosirten Zellen herausstellen. An freien, nicht von starren Membranen umschlossenen Zellen bewirkt die Erscheinung eine Ortsveränderung der Zelle. Auch an nicht freien Zellen kann die Bewegung beobachtet werden, theils in einem Gestaltenwechsel der Oberfläche, theils an der Lageveränderung im Protoplasma befindlicher fester Gebilde. Dass dem Protoplasma auch Eigenschaften innewohnen, die wir auf Empfindung deuten können, geht aus der in nicht seltenen Fällen nachweisbaren Reaction gegen das Licht hervor. Ferner beobachten wir an der Zelle die Ernährung, zuweilen sogar eine sichtbare Aufnahme von Stoffen ins Protoplasma, immer dann im Wachsthum der Zelle sich offenbarend.

Diese allen noch indifferenten Zellen gemeinsame Erscheinung spricht sich in der Vergrösserung des Protoplasmakörpers durch Assimilirung von aussen her aufgenommener Stoffe aus. Das Wachsthum kann ein gleichmässiges für die ganze Zelle sein, indem diese sich nach allen Axenrichtungen vergrössert, und so trifft es sich regelmässig in den Jugendzuständen der Zelle und lässt während dieser Zeit die Gestalt der Zelle unverändert in der sphärischen Form fortbestehen, oder es ist ein ungleichmässiges und wird dann bei der Vergrösserung in der Richtung Einer Axe längliche Formen erzeugen, oder bei der Vergrösserung in der Richtung mehrerer Axen sternförmige Bildungen hervorbringen. Solche ungleichmässige Wachsthumsverhältnisse sind in der Regel von Differenzirungen der Zelle begleitet, sie leiten daher zum Uebergang der Zelle in Gewebe. Das Wachsthum der Zelle bereitet eine andere Erscheinung vor, nämlich die Fortpflanzung der Zelle, und ist mit ihr unzertrennlich verbunden, denn die Vermehrung ist nur ein über das Individuum hinausgehendes Wachsthum.

Die Vermehrung der Elementartheile kann auf mehrfache Art vor sich gehen. Indem der Zellenleib einseitig auswächst, bildet sich eine Sprosse, die durch allmähliche Volumzunahme und Ablösung vom Mutterkörper zu einer neuen freien Zelle wird. In der Zahl der an einer Zelle hervorsprossenden jungen Zellen kann die Erscheinung variabel sein, und nach dem Verhalten des Kernes der Mutterzelle Modificationen aufweisen. Diese Vermehrung durch Sprossenbildung geht ohne scharfe Grenze in die am meisten verbreitete Art der Vermehrung, nämlich jene durch Theilung über. Während bei der Sprossung das Charakteristische darin liegt, dass die sich bildende Zelle bei ihrem ersten Erscheinen bezüglich des Volums in einem Gegensatze zur Mutterzelle steht, der bei frühzeitiger Ablösung des Sprösslings gar nicht, bei späterer Trennung allmählich ausgeglichen wird, so sind die Producte der Theilung nahebei oder vollständig einander gleich, so dass das Fehlen einer ausgesprochenen Volumsdifferenz keinen Unterschied

zwischen beiden gestattet. Es ist klar, dass in demselben Maasse als die Grösseverschiedenheit zwischen beiden Vermehrungsproducten zunimmt, die Theilung der Sprossenbildung näher rückt, und dadurch wird die ganze Verschiedenheit zwischen Zellentheilung und Sprossung von der Menge des Protoplasma bedingt, welches von einer Zelle in eine andere aus dieser entstehende übergenommen wird. Die Zellentheilung wird durch eine Theilung des Kernes eingeleitet, und in der Regel kann constatirt werden, dass die einzelnen Phasen der Kerntheilung den entsprechenden Theilungsstadien der Zelle vorangehen.

Ausser der Vermehrung durch Theilung oder durch Sprossenbildung ist keine Fortpflanzungsform der Zelle bei Thieren mit Sicherheit festgestellt worden, und ein grosser Theil der verschiedenen, von einzelnen Mikroskopikern aufgestellten Arten der Zellenvermehrung, wie die sogenannte endogene Zellbildung u. s. w., ist von der Theilung ableitbar. — Was die freie oder spontane Zellbildung betrifft, so ist wohl nur soviel gewiss, dass ihre Verbreitung nicht in dem Maasse besteht, als eine frühere Zeit sie annahm.

Während durch die aufgeführte Erscheinungsreihe das Protoplasma der Zelle sich nicht verändert, wird durch eine andere Erscheinung eine Aenderung im Protaplasma bedingt, indem es in seiner chemischen Constitution enthaltene Stoffe aus sich abscheidet. Dieser Process der Abscheidung kann verschiedene Verhältnisse darbieten. Einmal kann der Sonderungsvorgang im Innern des Protoplasmakörpers selbst stattfinden, dann treten im Innern der Zelle der chemisch-physikalischen Beschaffenheit des Protoplasma fremde Theile auf. Sie können der mannichfaltigsten Art sein, z. B. Fett, Farbstoffe etc., auch in verschiedener Form, als Körnchen, Tröpfchen, Krystalle etc. vorkommen. In einem andern Falle findet diese Sonderung auf der Oberfläche des Protoplasma statt. Hier kann sie entweder in flüssiger Form erscheinen, wobei die Continuität mit dem Protoplasma verloren geht, oder sie findet in fester Form statt, und dann bleibt der Zusammenhang mit dem übrigen unveränderten Protoplasma mehr oder minder innig fortbestehen. Durch chemisch-physikalische Veränderungen entweder der ganzen Oberfläche des Protoplasma einer Zelle oder auch nur eines Theiles derselben entstehen vom Protoplasma verschiedene Substanzen ausserhalb des Zellkörpers. Wir haben also hier Umwandlungen des Protoplasma vor uns, die wir als Sonderungen, Differenzirungen, Abscheidungen des Protoplasma bezeichnen. Bei gleichartiger Bildung an der Peripherie der Zelle geht daraus das bereits oben als Zellmembran bezeichnete Gebilde hervor. Derselbe Vorgang führt auch zur Herstellung anderer Einrichtungen, die wir unten näher ins Auge fassen müssen.

Die durch die Bildung des Zellenkernes im Gegensatze zu den kernlosen Cytoden ausgesprochene Sonderung scheint, wenigstens in vielen Fällen, noch weiter am Kerne selbst fortgebildet zu sein. Letzterer umschliesst nämlich noch ein festeres Körperchen, den Nucleolus, welcher ähnliche der Kerntheilung vorangehende Vermehrungszustände darbietet, wie sie der Kern in Beziehung zur Zellentheilung zeigt. Inwiefern die Rolle des keineswegs überall verbreiteten Nucleolus sich nach dieser Richtung als

eine bedeutungsvolle ergibt, bleibt übrigens noch festzustellen. Der Kern ergibt sich im Vergleich zum Protoplasma als der minder veränderliche Theil der Zelle, denn die allerdings bestehenden Verschiedenheiten seiner Gestaltung sind niemals so bedeutend, als jene der Zelle selbst. — Für die freie Zellbildung ist der von WEISSMANN als Histiolyse beschriebene Vorgang an den Geweben in der Verwandelung begriffener Insecten von grosser Wichtigkeit.

§ 13.

Die Zelle stellt bei den von uns als Thiere betrachteten Organismen nur vorübergehend den gesammten Organismus vor, nämlich als Eizelle, die von den anderen in keinem wesentlichen Puncte sich unterscheidet. Dieser Umstand, dass mehrzellige Organismen aus einem einzelligen hervorgehen, lässt beide mit einander verknüpfen, indem er darauf hinweist, dass die einzellige Form für die andere den Ausgangspunct bildet. Aus der Eizelle geht durch Theilung ein Multiplum von Zellen hervor, welche die Anlage des Thierleibes bilden. Diese besitzen nur in einem frühen Stadium der Entwickelung des Organismus Gleichartigkeit, und alle jene Eigenschaften, welche als für den Begriff der Zelle von Bedeutung hervorgehoben wurden. In späteren Zuständen bleibt nur noch ein Theil des aus der Theilung der Eizelle hervorgegangenen Materials den ursprünglichen Verhältnissen nahe, die grössere Menge geht Veränderungen ein, die sich theils in der Form, theils in den Lebenserscheinungen durch neue Leistungen, oder auch in beiden zugleich kundgeben. Indem Aggregate von Zellen solche Umwandlungen erleiden, entstehen aus ihnen neue, verschiedenartige Bildungen, die G e w e b e. Diese würden somit als Aggregate oder Complexe gleichartig umgewandelter Zellen und ihrer Derivate aufzufassen sein. Der Vorgang, durch welchen die Gewebe sich bilden, ist also ein Auseinandergehen der ferneren Entwickelung, eine D i f f e r e n z i r u n g. Da jedem different gewordenen Zellenaggregate eine bestimmte, für den Organismus zu leistende Verrichtung zukommt, die vorher nicht an bestimmt abgegrenzte Theile geknüpft war, in dem frühesten Zustande des individuellen Organismus sogar durch nur Eine Zelle besorgt, so ist diese Differenzirung als eine A r b e i t s t h e i l u n g aufzufassen. Damit treten zugleich neue Leistungen auf, es spalten sich die Functionen, indem die bei jeder Hauptleistung thätigen Einzelkräfte von besonderen, vorzugsweise oder auch ausschliesslich dazu ausgebildeten Theilen besorgt werden, und damit complicirt sich der Organismus.

In allen Fällen ist es das Protoplasma der primitiven Zelle, aus welchem und durch welches die gewebliche Differenzirung von Statten geht. Weniger auffallend erscheint daher der Kern betheiligt, wenn auch er Veränderungen erleidet. Nur bei der aus den früheren indifferenten Zuständen herübertretenden Erscheinung der Vermehrung der Zelle zeigt sich der Kern in bestimmter und gleicher Art mit betheiligt.

Die Gewebe zerfallen nach dem Verhalten der Zellen in mehrere grössere Abtheilungen, die ich als E p i t h e l g e w e b e, G e w e b e d e r B i n d e s u b s t a n z, M u s k e l- und N e r v e n g e w e b e aufführe. Die beiden ersteren

bilden eine niedere Abtheilung, die man als vegetative Gewebe von den beiden anderen animalen Geweben unterscheiden kann. Der Unterschied beider Gruppen liegt in der Art der Differenzirung, indem die Differenzirungsproducte der ersten sich mehr passiv zum Organismus verhalten, indess die der andern in die Aeusserung der Lebenserscheinungen des Organismus selbstthätig eingreifen. Die vegetative Gewebsgruppe oder ihr analoge Gewebe finden ausserdem ihre grösste Verbreitung im Pflanzenreiche, indess die animale die für die Thiere charakteristischen Einrichtungen liefert.

Epithelien.

§ 14.

Aneinandergelagerte Zellen, die in einfacher oder mehrfacher Schichtung Oberflächen des Körpers bedecken, werden als »Epithelien« bezeichnet. Das Epithelgewebe besteht somit einfach aus Zellen. Es ist dadurch von anderen unterschieden, dass bei ihm die Zelle ihre ursprünglichen Verhältnisse wenigstens in Bezug auf die Anlagerung beibehält, und dass es sowohl die Ueberzüge der Körperoberflächen bildet, wie auch die Auskleidungen der Binnenräume des Leibes. Die Form der Epithelzellen ist sehr mannichfaltig und bietet Anhaltepuncte zur Unterscheidung vielartiger Epithelialbildungen. — Das Protoplasma der Epithelzellen ist sehr häufig nicht mehr gleichartig, sondern zeigt sich in seiner äussersten Schichte membranartig verdichtet, und ist dadurch eine Differenzirung eingegangen. Diese zeigt sich an mehrschichtigen Epithelien vorwiegend in den oberflächlicheren Zellenschichten, indess in den tieferen die Membranlosigkeit der Zellen auf einen jüngeren Zustand hinweist. Eine andere Differenzirung besteht darin, dass die oberflächliche Schichte der Epithelzellen an der nach aussen oder gegen einen Binnenraum des Körpers gewendeten Fläche feine, bewegliche Fortsätze entwickelt, welche, während des Lebens der Zelle in Schwingungen begriffen, als Wimperhaare, Cilien, bezeichnet worden sind. Diese finden sich bald einzeln, bald zu vielen beisammen, und entsprechen jedenfalls einer höhern Differenzirung, da jene Bewegung nicht einfach von der bereits am Protoplasma bestehenden Contractilität sich herleitet.

An den gleichen Flächen zeigen manche Epithelien noch eine andere Differenzirung. Wie die Membranbildung als eine in der gesammten Peripherie der Zelle zu Stande kommende Veränderung der oberflächlichen Protoplasmaschichte sich darstellt; so kann derselbe Vorgang, auf einen bestimmten Theil der Zellenoberfläche beschränkt, aber intensiver entwickelt, zur Bildung einer partiellen Verdickung der äussersten Protoplasmaschichte führen. An der nach aussen gekehrten Fläche jeder Zelle befindet sich dann eine verschieden dicke Lage einer vom Protoplasma differenten Substanz, die aber meist ohne scharfe Grenze mit demselben zusammenhängt.

Wenn die aus dem Protoplasma der Zellen in einer Schichte abgeschiedene Substanz sich noch weiter differenzirt, so dass der von jeder Zelle gelieferte Antheil mit dem der benachbarten inniger zusammenhängt, als mit der Zelle selbst, so entstehen daraus homogene Membranen, Cuticulae.

Sie werden eine Schichtung erkennen lassen, wenn ihre Absetzung eine ungleichmässige ist, und wenn allmählich noch weitere Veränderungen in ihnen stattfinden, so dass jeder neue Ansatz sich so von den vorhergegangenen markirt. Je verschiedener der diese Cuticularbildungen zusammensetzende Stoff vom Protoplasma der Zellen ist, die ihn abgesetzt haben, um so weniger wird man ein unmittelbares Eingehen des Protoplasma in ihn annehmen können, und die Cuticularbildung stellt sich damit in die Reihe der Abscheidungen.

Hinsichtlich der Formen der Epithelzellen unterscheidet man Plattenepithelien, Cylinderepithelien etc., je nachdem das Wachsthum der Zellen vorwiegend in die Fläche oder in die Höhe ging, und so plattenförmige, flache oder langgestreckte cylindrische Formen lieferte. Bei mehrschichtigen Epithelien zeigen meist nur die oberflächlichen Zellenlagen eine jener differenten Gestalten, indess die tieferen Lagen aus rundlichen Zellen bestehen, die wir schon oben als junge Formen ansprachen. In vielen Epithelien finden sich verschiedenartige Zellformen; ramificirte Zellen zwischen einfacher gestalteten. Ablagerung von Farbstoff in Epithelzellen ist verbreitet (Pigmentzellen), doch keineswegs ausschliesslich auf Epithelien beschränkt. Auch langgestreckte Formen, Fasern, können aus Epithelien hervorgehen (Linsenfasern), sowie ferner Epithelzellen auch durch gegeneinander aus entsprechenden Vertiefungen auswachsende Fortsätze mit einander innige mechanische Verbindungen eingehen können. Eine zwar häufig aber in geringen Quantitäten vorkommende, zwischen den Zellen befindliche Substanz hat man als Kittsubstanz der Zellen bezeichnet. Ob man darauf einen Uebergang zu den Geweben der Bindesubstanz wird bauen dürfen, ist fraglich, da für die Abstammung jener Kittsubstanz keine Thatsachen bekannt sind. Begründet wird die Verknüpfung, wo bei Epithelialzellen eine reiche Intercellularsubstanz differenzirt wird, wie im Schmelzorgan des Säugethierzahnes.

Die als Wimperhaare bezeichneten Gebilde müssen als differenzirte Theile der Zelle angesehen werden und sind nicht mit blassen Protoplasmafaden zu verwechseln. Ihre Bewegung, die häufig an der Verbindungsstelle des Fadens mit der Zelle stattzufinden scheint, ist eine andere, als die des Protoplasma. Sehr häufig stehen sie auch nicht unmittelbar mit dem Protoplasma der Zelle in Zusammenhang, sondern sitzen auf einem als Cuticula differenzirten Stücke auf.

Die Cuticularbildungen lassen eine Reihe eigenthümlicher Zustände erkennen. Es trifft sich nämlich bei einigen ein Zerfallen in feine, parallel nebeneinander stehende Stäbchen als weitere formale Differenzirung. Bei anderen finden sich feine, die Cuticula senkrecht durchsetzende Canälchen (Porencanäle), die mit der Entstehung der Cuticula in Zusammenhang stehen. Sie sind als Stellen zu betrachten, an denen die Abscheidung unterbrochen war. Während solche Porencanäle einestheils leer sein können, trifft man sie anderntheils wieder durch Fortsätze der die Cuticula liefernden Epithelzellen ausgefüllt, oder es nimmt in einem andern Falle eine ganze Zelle den dann meist weitern Raum des Porencanales ein.

Während es leicht scheint, die Cuticularbildungen, wie sie in der Form der Chitinmembranen bei Gliederthieren und Würmern oder mancher Glashäute bei Wirbelthieren vorkommen, als abgesanderte Theile nachzuweisen, in welche ein unmittelbarer Uebergang des Zellenprotoplasma nicht stattfindet, zeigt schon die Bildung der Zellmembran aus verändertem Protoplasma oder die einseitige Verdickung der Zellmembran, wie das, was wir in einem Falle Abscheidung nennen, mit Differenzirungsvorgängen des Protoplasma ohne scharfe Grenze zusammenhängt. Zwischen einer kaum nachweisbaren Differenzirung des Protoplasma in seiner Corticalschichte und einer chemisch und physi-

kalisch ganz anderen, nur dem Protoplasma aufliegenden, aber von ihm gleichfalls gebildeten Substanz, findet man alle Uebergangszustände. Es ist aber daraus nicht zu folgern, dass desswegen die Erscheinungsreihe durchweg aus gleichen Gliedern bestehe, vielmehr ist es geboten, die Endpuncte auseinander zu halten, so gut man Berg und Thal unterscheidet, die doch auch ineinander übergehen.

§ 15.

Die absondernde Thätigkeit der Zellen ausgedehnter Epithelschichten bringt nicht immer feste Stoffe hervor, die mit dem Epithel auf kürzere oder längere Dauer verbunden sind, sondern kann auch tropfbarflüssige oder selbst gasförmige Stoffe liefern. Damit treten die Epithelien in andere Beziehungen zum Haushalte des Organismus, sie liefern nicht mehr Substanzen, die zum Aufbaue des Organismus verwendet sind, und dadurch wird zugleich der Uebergang zu jenem Zustande der Epithelialbildungen vermittelt, in welchem Theile von Epithelien als ein in bestimmter Richtung fungirendes Gewebe auftreten, welches man als Drüsengewebe bezeichnet. Da zwischen den zu Absonderungsorganen, Drüsen, verwendeten Zellencomplexen und den Epithelien selbst, immer ein unmittelbarer Zusammenhang gegeben ist, der entweder beständig dauert, wie dies für die Mehrzahl der Drüsen gilt, oder doch für die Anlage der Drüse vorhanden ist, so stellt das Drüsengewebe nur eine durch Differenzirung entstandene Modification des Epithelialgewebes vor, und besteht wie dieses stets aus Zellen. Die Summe der zu einer Drüse verwendeten Epithelzellen ist sehr variabel. In einer Epithellage können einzelne Zellen, von den benachbarten ausgezeichnet, als Drüsenzellen fungiren, indem sie einen Stoff bilden und absondern, der von den anderen nicht geliefert wird. Vergrössert sich die absondernde Oberfläche, ohne dass das gesammte Epithel der Fläche dabei betheiligt ist, so geschieht das durch Wucherungen des Epithels unter die von ihm eingenommene Fläche, und so entstehen räumlich vom Epithel mehr oder minder sich entfernende Bildungen, Grübchen, Säckchen, Blindschläuche, die durch neue Wucherungen sich wieder compliciren können. Das der ursprünglichen Epithelschichte unterliegende Gewebe bildet, jenen Wucherungen folgend, Umhüllungen für dieselben, verhält sich aber dabei, wie complicirt auch Verästelungen und dergl. jene vom Epithel ausgehenden Wucherungen gestalten mögen, in demselben Sinne, wie es vorher zur Epithelschichte sich fand.

Die Drüse erscheint also in der einfachsten Form als eine Einsenkung des Epithels in das unter diesem liegende Gewebe. Bei den ausgeprägteren Drüsenformen tritt an den in die Drüsenbildung eingegangenen Zellen eine fernere Differenzirung ein. Es scheiden sich dieselben in solche, welche secerniren, somit eigentliche Drüsenzellen vorstellen, und in solche, welche den secernirenden Theil der Drüse mit der indifferent bleibenden Epithelschichte verbinden, und im Gegensatze zum secernirenden Abschnitte der Drüse, Epithelien oder Auskleidungen der Ausführgänge vorstellen.

Das von den Drüsenzellen gelieferte Secret steht zu ersteren in sehr verschiedenen Beziehungen. Es kann entweder im Innern der Zelle bleiben,

und wird nur mit Zugrundegehen der Zelle in den Binnenraum der Drüse entleert, oder es wird von den Zellen ins Lumen der Drüse abgeschieden, ohne dass ein Bersten der Zellen dabei statthat. Im ersten Falle sind die Secrete entweder in Form von festen Concrementen oder in der Gestalt von Körnchen und Tröpfchen in der Zelle aufgetreten.

Es ist hier, wo es sich um Gewebe handelt, nicht die Drüse als Organ damit zusammen zu werfen. Zu dieser Auffassung, aus der die Aufstellung der »zusammengesetzten Gewebe« mancher Autoren hervorging, kommen zum eigentlichen Drüsengewebe noch mancherlei andere Bildungen. Von solchen ist namentlich die sogenannte »Tunica propria« der Drüsen aufzuführen, die in den meisten Fällen nichts anderes ist, als eine homogene Schichte, welche der Unterlage des Epithels angehört, von dem die Drüse her sich bildete. Jene Membran gehört aber nicht zum Drüsengewebe, sondern zur Unterlage, die zumeist Bindegewebe ist. In einzelnen, wohl den seltneren Fällen, ist die Tunica propria wirklich von Drüsenzellen gebildet. Das ist am klarsten an den sogen. Einzelligen Drüsen der Arthropoden und Würmer, wo das erweiterte blinde Ende der Drüse, eine einzige Zelle umschliessend, sich in einen feinen Ausführgang fortsetzt, und diese gesammte Hülle der Zelle als eine Abscheidung sich herausstellt. In ähnlicher Weise bezüglich des Ausführgangs verhalten sich auch mehrzellige Drüsen in den genannten Abtheilungen.

Bindesubstanzen.

§ 16.

Die Erscheinung, welche beim Epithelialgewebe zur Bildung homogener Membranen führte, kann dadurch, dass sie in der ganzen Peripherie je einer Zelle stattfindet, zu grösserer Ausdehnung gelangen. Indem die von dem Protoplasma einer Summe von Zellen different gewordene Substanz zwischen den mit unverändertem Protoplasma versehenen Zellen allmählich sich vermehrt, werden die Zellen von einander geschieden, und es bildet sich ein Gegensatz aus zwischen der Zelle, dem Bildenden, und der Intercellularsubstanz, dem Gebildeten. Eine Anzahl von Geweben, die im Grossen sehr verschieden erscheinen, zeigt jenes Gemeinsame im feineren Baue. Man bezeichnet sie mit dem Namen der **Bindesubstanzen**, da die Mehrzahl ihrer Formen zur Verbindung anderer Gewebe zu Organen oder Organsystemen, verwendet wird.

Die Verschiedenheiten der hierhergehörigen Gewebe gehen theils aus dem Verhalten der Zellen an sich, theils aus ihrem Verhältnisse zu der Intercellularsubstanz, theils aus der chemisch-physikalischen Constitution der Intercellularsubstanz hervor, sind aber nicht überall gleich scharf ausgeprägt. Der letztere Umstand, der räumliche Uebergänge der einen Gewebsform in die andere erkennen lässt, sowie die Thatsache, dass auch zeitlich solche Uebergänge stattfinden, bilden einen wichtigern Anlass zur Vereinigung als das durch Verschiedenheiten wieder aufgewogene Gemeinsame des Baues. Die einzelnen hieher gehörigen Gewebe sind: 1) zelliges Bindegewebe, 2) das Gallertgewebe, 3) faseriges Bindegewebe, 4) Knorpelgewebe, 5) Knochengewebe.

Diesen Gewebsgruppen können noch die ernährenden Flüssigkeiten angereiht werden, insofern diese geformte Bestandtheile — Zellen — enthalten, welche in einem einer Intercellularsubstanz entsprechenden flüssigen Menstruum suspendirt sind. Diese Auffassung wird durch die Genese jener Flüssigkeiten begründet, durch die Beziehungen der jungen Formelemente der ernährenden Flüssigkeit bei Wirbelthieren ergibt sich eine fernere Bestätigung, denn die Lymphzellen gehen aus Wucherungen von Bindegewebszellen hervor.

§ 17.

Lassen wir uns nun die einzelnen Abtheilungen des Bindegewebes näher treten.

1) Das zellige Bindegewebe (blasiges Bindegewebe nach Leydig) stellt die einfachste Form vor, indem es aus rundlichen oder länglichen Zellen gebildet wird, die nur durch spärliche Intercellularsubstanz geschieden sind. Die letztere erscheint häufig nur in Form von Zellmembranen, welche die auseinanderliegenden Zellen sich unter sich verbinden lassen, indem sie benachbarten Zellen gemeinsam sind. In anderen Fällen ist sie wieder reichlicher vorhanden, ohne dass sie jedoch gegen die Zellen vorherrscht. Die Differenzirung des Protoplasma von der Intercellularsubstanz zeigt sich in verschiedenen Stadien.

Diese Form der Bindesubstanz findet sich bei Wirbellosen sehr verbreitet (Coelenteraten, Arthropoden, Mollusken). Sie kann vielfach Veränderungen eingehen, je nachdem im Innern der Zellen Pigmentbildungen, Ablagerungen von Fetttröpfchen u. dergl. stattfinden. Bei den Wirbelthieren tritt sie meist nur vorübergehend auf, indem Knorpelgewebe aus ihr hervorgeht. Charakteristisch wird das blasige Gewebe für die Chorda dorsalis, wo die provisorische Bedeutung durch den in einzelnen Fällen (Amphibien, Reptilien) bestehenden Uebergang in Knochengewebe ausgedrückt wird.

2) Das Gallertgewebe (Schleimgewebe) zeichnet sich durch die weiche, gallertige Beschaffenheit der Intercellularsubstanz aus, die meist glasartig durchscheinend sich darstellt. In der letztern liegen bald rundliche von einander völlig getrennte, bald spindelförmige oder verästelte Zellen, welche letzteren häufig mit ihren Fortsätzen mit einander vereinigt sind. So kommt ein feines, die Gallerte durchziehendes Netzwerk zu Stande, dessen Bälkchen in weiterer Differenzirung fester werden und sogar in feine Fasern zerfallen können, sowie auch an der Intercellularsubstanz eine solche Sonderung beginnen kann.

Die Verbreitung dieses Gewebes findet sich unter den Coelenteraten (z. B. in der Scheibe der acraspeden Medusen), bei Würmern, Tunicaten, den Mollusken (z. B. Heteropoden) und vielfach bei Wirbelthieren, wo es ein Stadium der Entwickelung der nächsten Bindesubstanzform vorstellt. Es unterscheidet sich von der vorhergehenden Form vorzüglich durch die reichere Intercellularsubstanz und die Ausläuferbildungen der Zellen, die auch in solchen Fällen nicht fehlen, wo rundliche Zellformen auf einzelnen Strecken des Gewebes vorzuherrschen scheinen.

Inwiefern ein Gewebe, das aus einer homogenen Substanz besteht, in welche secundär Zellen eintreten (Secretgewebe, Hensen) als eine besondere Form der Bindesubstanzen zu betrachten ist, darüber müssen fernere Untersuchungen entscheiden.

3) **Faseriges Bindegewebe** stellt eine weitere Entwickelungsstufe der vorhergehenden Gewebsform vor. Die Formelemente erscheinen als längliche oder verästelte Zellen, die in einer aus Faserzügen und Bündeln bestehenden Intercellularsubstanz eingebettet sind. Die letztere ist zum grossen Theil aus einer Sonderung von Seite der Zellen entstanden, wie aus der Entwickelung des Gewebes hervorgeht. Auf dieselbe Weise ist aber auch zu ersehen, dass ein Theil des Fortsätze aussendenden Protoplasma sich unmittelbar in Fibrillen und Faserbündel differenzirt, die von der Intercellularsubstanz sich gesondert zeigen. Die Faserung der Intercellularsubstanz zeigt sowohl bezüglich der Dicke als auch der Verlaufsrichtung viele Verschiedenheiten. Die Anordnung der meist wellig gebogenen Fasern ist bald parallel, bald netzförmig, und dem entspricht in den früheren Zuständen die Lagerung der Zellen und ihrer Ausläufer.

Nach der Beschaffenheit der Intercellularsubstanz unterscheidet man lockeres und straffes Bindegewebe, letzteres wird auch als »Sehnengewebe« bezeichnet, wenn die Faserzüge dabei eine parallele Anordnung darbieten. Ausser der Differenzirung in Fibrillen, die bei Behandlung mit Säuren und Alkalien aufquellen, zeigt sich in der Intercellularsubstanz des faserigen Bindegewebes noch eine andere Faserform, welche gegen jene Agentien grösseren Widerstand leistet, und wegen ihrer elastischen Eigenschaft als »**elastisches Gewebe**« bezeichnet wird. Dasselbe ist wegen seiner Beziehung zur Intercellularsubstanz keine selbständige Gewebsform, sondern nur eine Modification des Bindegewebes.

Vom elastischen Gewebe lassen sich dreierlei Zustände unterscheiden. 1) Es erscheint in Form feiner Fasern, welche netzförmig unter einander verbunden sind, und mit sehr weiten Maschen das faserige Bindegewebe durchziehen. Da man diese Fasern vordem aus den Kernen der die Fasern der Intercellularsubstanz liefern sollenden Zellen annahm, hat man sie als »Kernfasern« bezeichnet. 2) Indem stärkere Fasern von verschiedenem Caliber gleichfalls unter einander verbunden an bestimmten Localitäten den grössten Theil der Intercellularsubstanz vorstellen, werden ganze Bindegewebspartieen in elastisches Gewebe umgewandelt. 3) Wenn elastische Faserzüge in lamellenartiger Ausbreitung vorhanden sind, so geben unter Breitezunahme der Fasern und unter Abnahme der Lücken zwischen denselben elastische Membranen hervor, die wegen der sie durchsetzenden feinen Spalten und grösseren Oeffnungen als »gefensterte Membranen« bezeichnet worden sind. Es sind diese also eine eigenthümliche Weiterbildung elastischer Netze.

Da, wie oben bemerkt, ein Theil der Intercellularsubstanz durch spätere Differenzirung des Protoplasma der Zellen entsteht, so stellen die im ausgebildeten Bindegewebe vorhandenen Zellen nur die Reste der ursprünglichen Zellen vor. Je nach der Menge des verbrauchten, in Fasergebilde übergeführten und damit der Intercellularsubstanz einverleibten Protoplasma ist der Kern der Bindegewebszellen von verschieden grossen Mengen Protoplasma umgeben, oder es ist alles Protoplasma verschwunden, wie aus dem Vorkommen blosser Kerne in den Faserzügen von Bindegewebe hervorgeht. Wo noch Protoplasma sich sammt dem bezüglichen Kerne forterhält, wo also noch eine Zelle nach dem früher aufgestellten Begriffe vorhanden ist, kann

diese wieder andere Veränderungen eingehen, die so vielartig sind, dass das Bindegewebe dadurch sich zu dem an Differenzirungserscheinungen reichsten Gewebe gestaltet.

Aus den Bindegewebszellen gehen durch Ablagerung von Farbstoff Pigmentzellen hervor, durch Bildung von Fetttropfen im Innern der Zelle entstehen Fettzellen, aus denen man ohne Grund zuweilen ein besonderes Gewebe als »Fettgewebe« gebildet hat. Ausser diesen Beziehungen zeigen die Bindegewebszellen sich noch von besonderer Wichtigkeit für Umbildungen anderer Gewebe bei pathologischen Processen oder auch beim Wachsthume des Körpers während seiner Entwickelung, so dass sie dadurch sich indifferenter zeigen, als die Formelemente anderer Gewebe.

Die Verbreitung des faserigen Bindegewebes ist vorzugsweise bei den Wirbelthieren gegeben, obgleich es den anderen Abtheilungen nicht ganz abgeht und bei den Cephalopoden unter den Mollusken sogar ähnlich wie bei den Wirbelthieren sich findet. Es vereint die übrigen Gewebe zu Organen, die Einzelorgane zu grösseren Körpertheilen, und bildet so ein Gerüste, in welches alle anderen Formbestandtheile des Körpers eingebettet sind. Der festere Zustand des Bindegewebes findet in Bändern und Sehnen seine Verwendung.

§ 18.

4) Knorpelgewebe wird durch Zellen charakterisirt, die in eine festere Intercellularsubstanz sich einlagern. Die Zellen besitzen nur in selteneren Fällen Ausläufer, in der Regel weichen sie von der runden Grundform wenig ab, oder sind spindelförmig verlängert. Die Intercellularsubstanz ist in verschiedener Menge vorhanden; immer gibt ihre grössere Rigidität einen Unterschied von jenen Formen des Bindegewebes, die gleichfalls einfache Formelemente bei gleichartiger Intercellularsubstanz besitzen. Eine schärfere Grenze wird vielleicht durch das chemische Verhalten aufgestellt werden können, wenn die bezügliche Beschaffenheit des Knorpels der Wirbellosen genauer bekannt sein wird. Durch jenes Verhalten ist das Knorpelgewebe geeignet, als Stützapparat zu fungiren, dessen Festigkeit der Beschaffenheit des übrigen Körpers entspricht. Bei sehr spärlich vorhandner Intercellularsubstanz sind die Zellen vorherrschend, und erstere erscheint nur in Form von dünnen Membranen, woraus sich ein unmittelbarer Anschluss an das blasige Bindegewebe ergibt. Nimmt die Intercellularsubstanz zu, so erscheint sie entweder gleichartig (hyaliner Knorpel), oder sie ist, ganz nach Art des Bindegewebes, fernere Differenzirungen eingegangen, die aber sämmtlich das Verhältniss zu den Zellen wenig berühren. Ein Zerfallen der Intercellularsubstanz in Fasern liefert den Faserknorpel, das Auftreten elastischer Netze in derselben lässt elastischen Knorpel hervorgehen. Durch allmähliche Umänderungen der Intercellularsubstanz sowie der Zellen geht das Knorpelgewebe in faseriges Bindegewebe über und deutet so auf eine engere Zusammengehörigkeit dieser Theile hin. Auch die Zellen bieten in einzelnen Fällen bedeutendere Modificationen dar, sie sind dann spindelförmig, oft sogar bandartig verlängert, oder zeigen sternförmige Ausläufer, welche mit benachbarten zusammenhängen können (z. B. bei manchen Selachiern).

Die Intercellularsubstanz des Knorpelgewebes ist immer von dem Protoplasma der in ihren Hohlungen liegenden Knorpelzellen unterschieden und letztere sind bis jetzt niemals in jene Substanz continuirlich übergehend gefunden worden. Man muss nichts destoweniger die letztere als ein Abscheidungsproduct der Zellen ansehen, welches durch Sonderung aus dem Protoplasma hervorging. Nicht selten zeigt sich am hyalinen Knorpel die von einer Zelle abgesonderte und mit dieser Differenzirung ausserhalb des Organismus der Zelle liegende, somit auch intercellulare Substanz in Form einer die Zelle kapselartig umgebenden Schichte, die man früher als zur Zelle gehörig ansah, als Zellmembran sie deutend. Indem für ganze, aus Theilung Einer Zelle entstandene, mehrfache Generationen vorstellende Gruppen von Zellen häufig solche »Kapseln« nachweisbar sind, hat man darin Mutter- und Tochterzellen etc. erblickt, und für die sogenannte endogene Zellbildung eine Stütze gefunden. In der That sind jene »Kapselsysteme« nur der Ausdruck von nicht homogenisirten Abscheidungen mehrfacher, aus einander hervorgegangener Zellengenerationen. Der ganz allmähliche Uebergang von Knorpelgewebe, welches solche Kapseln erkennen lässt, in Gewebe mit völlig homogener Intercellularsubstanz lehrt, dass wir es hier nur mit verschiedenen Differenzirungszuständen einer und derselben abgesonderten Substanz zu thun haben, bei der vielleicht der erste Zustand durch eine in Intervallen erfolgte, der zweite durch eine gleichmässig ablaufende abscheidende Thätigkeit der Zelle entstand.

Wenn ich oben nur die allgemein physikalische Beschaffenheit der Intercellularsubstanz als Charakteristikum aufstellte, so geschah das deshalb, weil chemische Differenzen von anderen Bindesubstanzen bis jetzt nicht durchgreifend nachgewiesen sind. Wenn auch das Knorpelgewebe der Wirbelthiere durch Kochen »Chondrin« gibt, Bindegewebe dagegen »Leim«, so ist dagegen zu bemerken, dass junges Knorpelgewebe jene Reaction nicht erkennen lässt. Auch kann die Intercellularsubstanz aus Chitin bestehen, wie ich bei *Limulus* nachgewiesen habe. Ueberdiess liegt bei vielen, histiologisch dem Knorpel zuzuzählenden Geweben keine chemische Untersuchung vor, und der Schluss, dass alle ähnlich geformten Gewebe auch chemisch gleiches Verhalten darbieten, ist gewiss unzulässig zu nennen.

Die Festigkeit der Intercellularsubstanz des Knorpels wird da, wo derselbe zu Stützorganen (Skeletbildungen) verwendet ist, häufig erhöht durch Ablagerungen von Kalksalzen, die dem Gewebe eine knochenartige Beschaffenheit verleihen. Diese Ablagerungen sind entweder vorübergehende oder bleibende. Im ersteren Falle schwinden sie mit dem Knorpelgewebe selbst, wie das der Fall ist, wenn an seine Stelle Knochengewebe tritt. Die Kalksalze, mit der Zwischensubstanz des Knorpelgewebes selbst verbunden, und nicht in Lücken desselben gelagert, finden sich entweder in Form von Körnchen oder Krümeln unregelmässiger Art, oder sie imprägniren mehr gleichmässig die Intercellularsubstanz.

§ 19.

5) Knochengewebe. Diese festeste Form der Bindesubstanzen besteht aus einer mit Kalksalzen verbundenen organischen Intercellularsubstanz, in welcher Zellen mit anastomosirenden feinen Ausläufern vorhanden sind, oder sie wird durch eine feste, der vorigen gleiche Grundsubstanz dargestellt, in welcher keine ganzen Zellen, sondern nur deren Ausläufer vorkommen,

die sie in Gestalt feiner Canälchen durchziehen. Es sind demnach zwei Formzustände des Knochengewebes auseinander zu halten. In die Zusammensetzung der einen gehen Zellen ein, die bei der andern nur feine Fortsätze in die feste Grundsubstanz einschicken.

Das Gewebe mit Knochenzellen ist das verbreitetste; es findet sich in den Skeletbildungen aller Wirbelthierklassen, während das Knochengewebe mit blossen Canälchen nur im Skelete der Fische sich vorfindet, und sonst eine allgemeine Verbreitung nur in den Zahnbildungen aller Wirbelthierabtheilungen hat.

Die Genese des Knochengewebes klärt die Beziehungen der Intercellularsubstanz zu den Zellen auf. Die zelleneinschliessende Form kann auf eine zweifache Weise entstehen. Einmal durch Verknöcherung von Bindegewebe. Indem dessen Intercellularsubstanz durch Verbindung mit Kalksalzen sklerosirt, werden die in derselben vorhandenen Bindegewebszellen zu Knochenzellen, die sich mit ihren Ausläufern unter einander in Verbindung setzen. Zweitens entsteht dasselbe Gewebe dadurch, dass indifferent erscheinende Zellen eine sklerosirende Substanz abscheiden, die lamellenartig geschichtet sich ablagert, und in welche diese absondernden Zellen feine Protoplasmafortsätze einschicken. Indem einzelne der absondernden Zellen ihre Thätigkeit sistiren, während die ihnen benachbarten darin fortfahren, kommen sie allmählich in eine Schichte von Intercellularsubstanz zu liegen, die sie fernerhin umschliesst und sie so zu Knochenzellen umwandelt. Durch feine Fortsätze stehen die Zellen der absondernden Schichte (Osteoblasten) mit den bereits eingeschlossenen Zellen (Knochenzellen) in continuirlichem Zusammenhange und dadurch ist jede der ersteren befähigt, zu einer Knochenzelle zu werden.

Eine ganz analoge Entstehungsweise besitzt die andere Form des Knochengewebes, soweit ihre Geschichte aus der Entwickelung des Zahnbeines genauer bekannt ist. Auch hier sondert eine Zellenschichte eine sklerosirende Substanz ab, in welche die Zellen zugleich Ausläufer senden. Anstatt aber nach und nach in diese extracelluläre Substanz einzutreten, bleiben die Zellen stets ausserhalb derselben, und stehen mit denselben nur durch ihre Ausläufer in enger bleibender Verbindung. Diese Form des Knochengewebes verknüpft sich trotz des differenten Verhaltens der Erscheinung im späteren Zustande doch sehr innig mit der ersten Form, indem sie wie diese ihre Intercellularsubstanz durch Abscheidung von Zellen entstehen lässt. Noch inniger wird die Verbindung, wenn man den ersten Vorgang ins Auge fasst. In beiden Fällen wird eine homogene verkalkende Substanz abgesondert, in welche die sie liefernden Zellen ihre Ausläufer absenden. Schreitet dieser Vorgang in gleicher Weise, wie er begonnen, weiter, so dass nie eine ganze Zelle in die abgesonderten Schichten tritt, so führt er zur Bildung von jenem Knochengewebe, das nur von feinen Canälchen in meist parallelem Verlaufe durchzogen ist. Bleiben einzelne der absondernden Zellen allmählich in der abgesonderten Substanz zurück, so wird letztere zu einer Intercellularsubstanz, die Knochenzellen umschliesst, und bildet so die andere Form des Knochengewebes.

Durch die locale Vereinigung der Verknöcherung von Bindegewebe mit der Bildung von Knochengewebe durch eine von einer Zellenschichte ausgehende Absonderung von sklerosirender Substanz reiht sich das Knochengewebe, auch in jener Form; die durch den Mangel von Knochenzellen dem Bindegewebe ferner zu stehen scheint, enger an dieses an. Diese Beziehung darf daher jener vorangestellt werden, welche das Knochengewebe durch seine zellenlose Form zu den Cuticularbildungen besitzt. Es ist nicht in Abrede zu stellen, dass die ganze Erscheinung der Bildung von Knochensubstanz durch Abscheidung von Seiten einer epithelartigen Zellenlage mit jenen bei den Epithelien besprochenen extracellulären Bildungen die grösste Analogie besitzt, allein es braucht aus dieser genetischen Verwandtschaft noch nicht die Nothwendigkeit einer Abtrennung des Knochengewebes von den Bindesubstanzen gefolgert zu werden. Vielmehr geht nur das Bestehen einer Verwandtschaft zwischen den Bindesubstanzen und dem Epithelgewebe hervor, die um so auffallender wird, je mehr man sich den einfacheren Zuständen beider Gewebe nähert.

Wenn auch der grösste Theil der knöchernen Bildungen aus selbständig entstehendem Knochengewebe sich aufbaut, selbst da, wo die bezüglichen Theile aus Knorpelgewebe vorgebildet bestanden, so ist damit eine grössere Selbständigkeit des Knochengewebes noch nicht gegeben. Es nimmt dasselbe Gewebe ebenso auch aus Bindegewebe, ja sogar aus Knorpel, durch unmittelbare Sklerosirung von dessen Intercellularsubstanz und durch Auswachsen der Zellen in verästelte Gebilde, seine Entstehung, und dadurch wird die Gruppe der Bindesubstanzen in ihren Gliedern noch enger verbunden, als es schon durch das ihnen gemeinsame Verhalten von Zellen und Intercellularsubstanz geschah.

S. über die Bildung des Knochengewebes meinen Artikel in der Jenaischen Zeitschrift t. II.

Muskelgewebe.

§ 20.

Sowohl das Epithelialgewebe als die Gewebe der Bindesubstanzreihe zeigten Contractilitätserscheinungen nur an den indifferent gebliebenen Protoplasmatheilchen der Zelle, während gerade das differenzirte Protoplasma jener Gewebe der genannten Eigenschaft entbehrte, wie die von den Zellen abgesonderten extracellulären Cuticularbildungen oder die Intercellularsubstanz. Wo nun bei Zellencomplexen aus dem differenzirten Protoplasma eine contractile Substanz hervorgeht, da entsteht ein neues Gewebe, das als contractiles oder Muskelgewebe bezeichnet wird. Die Contractilität äussert sich auf Reize, die dem Gewebe vom Nervensystem zufliessen. Dadurch sind die contractilen Formelemente des Muskelgewebes von der indifferenten Zelle wesentlich unterschieden. Sie setzen die Bildung eines anderen Gewebes, des Nervengewebes voraus, sowie dieses wiederum jenes bedingt.

Hinsichtlich des specielleren Verhaltens des Muskelgewebes sind die Formelemente in zwei Abtheilungen zu scheiden. Die eine besteht aus Zellen, welche einfach bleiben, die andere wird durch Fasern dargestellt, welche entweder durch die Vereinigung einzelner Zellen, und so aus Zellen-Aggregaten hervorgehen, oder bei denen eine Vermehrung des Kernes auf ein Multiplum von Zellen hinweist.

In jeder der beiden Abtheilungen kann durch weitere Differenzirung der contractilen Substanz ein höherer Zustand der Faser sich ausbilden.

1) Die erste Form bilden zunächst die sogenannten glatten Muskelfasern oder contractilen Faserzellen. Es sind spindelförmige, oft sehr langgestreckte und dann bandartig erscheinende Zellen, an denen von dem indifferenten Protoplasma entweder gar nichts mehr, oder nur ein in der Längsaxe oder an der Peripherie der Zelle liegender Rest sich forterhält. In allen Fällen umschliesst der letztere auch den Kern. Die contractile Substanz ist homogen und wird äusserlich von einer oft nur schwer darstellbaren Membran abgegrenzt. Die Reaction dieser Muskelfasern auf den Nervenreiz erfolgt langsam.

Durch Differenzirung der contractilen Substanz in einfach und doppelt lichtbrechende Theilchen erscheinen die Fasern quergestreift, und daraus entsteht ein Theil des Gewebes, das man als quergestreiftes Muskelgewebe bezeichnet. Zwischen diesem, so weit es aus einfachen, je aus einer Zelle hervorgegangenen Fasern besteht, und dem mehr homogenen Fasergewebe finden sich vielfache Uebergangsformen.

2) In der andern Form des Muskelgewebes werden die gleichfalls Fasern vorstellenden Elementartheile aus Zellenaggregaten gebildet. Sie entstehen, wie es scheint, immer durch Auswachsen einer Zelle unter Vermehrung des Kernes, so dass sie von einer fortgesetzten unvollkommenen Theilung einer Zelle abgeleitet werden können. Es sind entweder Gebilde, bei denen die contractile Substanz in Gestalt eines Cylinders erscheint, der aussen von einer homogenen Membran (dem Sarkolemma) umhüllt wird, und in seiner Axe mehrfache Kerne mit Protoplasmaresten umschliesst. Oder die contractile Substanz stellt einen soliden Cylinder vor und dann liegen die Kerne mit den Protoplasmaresten auf der Oberfläche, unmittelbar unter dem Sarkolemma. Diese Form theilt sich wieder in zwei Zustände, nach der mehr homogenen oder heterogenen Beschaffenheit der contractilen Substanz. Im ersten Falle reiht sich der Zustand an den der sogenannten glatten Faserzellen an, von dem er nur dadurch verschieden ist, dass er, nach den mehrfachen, der Faser angehörigen Kernen, nicht eine einfache Zelle, sondern ein Multiplum von Zellen vorstellt. Im zweiten Falle schliesst er sich durch die Differenzirung der contractilen Substanz an die andere Form der einfachen Fasern an, und stellt gleichfalls quergestreifte Fasern vor. Diese entsprechen wieder Mehrheiten von Zellen, wenn sie auch aus einer einzigen Zelle hervorgehen, und ihre Länge durch Auswachsen dieser Einen Zelle erhalten. Bezüglich der Reaction sind die quergestreiften Fasern von den sogenannten glatten durch rascheres Eintreten derselben verschieden.

Die Gestaltverhältnisse der glatten Faserzellen sind manchem Wechsel unterworfen. Von der kurzen Spindelform bis zur langgestreckten Bandform sind alle Zwischenstufen vorhanden. An beiden Enden können in gewissen Fällen Ramificationen vorkommen. Durch ungleiche Differenzirung des Protoplasma kann die contractile Substanz auch nur längs einer Seite der Faser entwickelt werden. Die Verbreitung dieser contractilen Elemente findet sich vorzüglich bei den Wirbellosen (mit Ausschluss der Arthropoden), jedoch auch da nur selten die einzige Form des Muskelgewebes darstel-

lend. Bei den Wirbelthieren findet sie sich in den Wandungen des Darmrohrs und der aus der Anlage des Darmrohrs hervorgegangenen Organe, dann in den Wänden des Gefässsystems mit Ausnahme der centralen Apparate desselben, endlich in der Haut und an mehreren anderen beschränkteren Körpertheilen.

Die quergestreiften Faserzellen sind von den Coelenteraten an in allen Abtheilungen verbreitet Sie können auch ramificirt erscheinen, und durch Verschmelzung unter einander verschiedenartige Combinationen hervorrufen. Wenn ein solches Bündel eine Sarkolemmscheide um sich absondert, so tritt es wie eine aus einer Zelle hervorgegangene Faser auf (Herz der höhern Wirbelthiere), daher solche Bündel mit der andern Form quergestreifter Fasern in eine Kategorie gestellt werden.

Das Auswachsen einer Zelle unter gleichzeitiger Vermehrung der Kerne ist nicht die einzige Art, welche zur Bildung von Fasern führt, die Multipla von Zellen vorstellen. Es können solche Muskelfasern auch dadurch entstehen, dass eine Summe von Zellen zuerst ein gemeinsames Sarkolemma um sich abscheidet, unter welchem aus dem vereinigten Protoplasma der Zellen die Bildung einer Schichte von contractiler Substanz erfolgt. Diese ist also cylinderförmig und umschliesst das übrige unverbrauchte Material von Kernen und Protoplasma. In weiterer Entwickelung wird der anfänglich homogene Cylinder heterogen, indem sich an ihm die Querstreifung als eine Differenzirung der contractilen Substanz zeigt. Die Eigenthümlichkeit dieser bei den Arthropoden bestehenden Entwickelungsweise der Muskelfaser im Gegensatze zu der anderen an der Stammmusculatur der Wirbelthiere vorhandenen besteht darin, dass anfänglich mehrere discrete Zellen vorhanden sind, während dort die Zelle aus einer Faser entstand. Erwägt man aber, dass im ersteren Falle die Erscheinung des Auswachsens der Zelle mit Theilung des Kernes und auch eine Vermehrung des diese umgebenden Protoplasma erfolgt, und dass dieser Vorgang einem unvollkommenen Theilungsprocesse gleich zu setzen ist, so ist der Unterschied beider Bildungsweisen weniger tiefgreifend.

Eine eigenthümliche Erscheinung, welche an der letzteren Form der quergestreiften Muskelfasern sich zeigt, ist das Zerfallen einer Faser in zahlreiche Faserchen, die Primitivfibrillen. Da man diese längere Zeit als die eigentlichen Elementartheile der Muskelfaser ansah, wurde letztere als »Primitivbündel« im Gegensatze zu den Fibrillen aufgefasst. Diese Spaltung der contractilen Substanz ist an frischen Fasern meist nur durch eine Streifung angedeutet, und kann demnach nicht zu den normalen Zuständen der lebenden Faser gezählt werden, was auch von dem Zerfallen einer Faser der Quere nach in einzelne Scheibchen (discs) gilt.

Literatur. Leydig, Histologie und Vergl. Anatomie. I.; M. Schultze, A. f. A. 1861. I. Weissmann, Zeitschr. f. rat. Med. III. R. Bd. XV. 60.

Nervengewebe.

§ 21.

Mit der Differenzirung des Muskelgewebes im Thierreiche erscheint zugleich das Nervengewebe, welches durch seine Leistungen auch in seinen niederen Zuständen von den übrigen Geweben sich auszeichnet. Es empfängt und leitet Reize, setzt dieselben in Empfindungen um, und erzeugt Willenserregungen. Nach dem formellen Verhalten der Elementartheile sind zweierlei Zustände zu unterscheiden, Nervenfasern und Nervenzellen; die ersteren, vorzugsweise dem peripherischen Theile des Nervensystems zukommend und leitende Gebilde vorstellend, die letzteren als centrale Elemente erscheinend.

1) Die Nervenfasern treten in verschiedenen, als Differenzirungsstadien anzusehenden Verhältnissen auf. a) In der einfachsten Form erscheinen sie als langgestreckte homogene Fasern, die bandartige Züge zusammensetzen, aber so wenig von einander scharf abgegrenzt sind, dass sie nur in Form von Streifungen sich darstellen. In solchen Nervenstämmchen und deren Verästelungen ist bei der Mehrzahl der Wirbellosen die Beziehung zu den histiologischen Formelementen noch nicht ausreichend ermittelt, selbst die Frage ist noch nicht entschieden, ob die vielfachen Streifungen von Nervenstämmchen der Ausdruck einer Zusammensetzung der letzteren aus Fasern sind. Das Vorkommen von Kernen an diesen Bildungen ist das einzige auf Beziehungen zu Zellen Hinleitende. In anderen Fällen sind zu Bündeln vereinigte Fasern als Einzelbildungen unterscheidbar; die Faser besteht aus homogener Substanz, die oberflächlich durch eine zarte Hülle abgegrenzt ist, unter welcher Kerne sich finden. Um die Kerne sind zuweilen Protoplasmareste unterscheidbar, die desshalb von Bedeutung sind, weil sie den übrigen Theil der Faser als eine differente Substanz erscheinen lassen. Dadurch stellt sich der Bau der Nervenfaser mit der Muskelfaser auf eine histiologisch gleiche Stufe, und die Verschiedenheit liegt nur in der Qualität des differenzirten Protoplasma, das in dem einen Falle contractile Substanz, in dem anderen Nervensubstanz hervorgehen liess. Diese Fasern finden sich ausser bei Wirbellosen noch bei Wirbelthieren verbreitet, bei denen sie im Bereiche des sympathischen Nervensystems allgemein vorkommen.

b) Ein zweiter Zustand der Nervenfaser wird durch eine weitere Differenzirung gebildet. Die unter einer bald sehr zarten bald stärkeren Hülle liegende Nervensubstanz zeigt sich nämlich in einen centralen Theil, den Axencylinder, und in eine diesen umgebende fetthaltige Substanz gesondert. Die letztere, als Markcylinder unterschieden, verleiht der Nervenfaser stark lichtbrechende Conturen, und kann vom Axencylinder nur künstlich getrennt werden. Die den Markcylinder umgebende homogene Scheide — das Neurilemma — zeigt Kerne als Reste von Zellen, aus denen die Faser hervorging. Diese Form kommt, so viel bis jetzt bekannt, nur den Wirbelthieren (Amphioxus und die Cyclostomen ausgenommen) zu.

2) Der andere Formelementartheil des Nervengewebes wird durch Zellen dargestellt, die man, da sie vorzüglich in Anschwellungen des Nervenapparates (den Ganglien) vorkommen, als Ganglienzellen bezeichnet. Es sind die formell am wenigsten differenzirten Gebilde, deren Substanz eine meist feinkörnige Beschaffenheit zeigt, doch mit manchen hier nicht näher auseinanderzusetzenden Eigenthümlichkeiten. Der in der Regel mit deutlichem Kernkörperchen versehene Kern liegt inmitten der granulirten Substanz, und diese letztere wird häufig von einer äusseren membranartigen festeren Schichte abgegrenzt. Die Ganglienzellen besitzen Fortsätze, durch welche sie theils unter sich, theils mit Nervenfasern in Zusammenhang stehen. Sie bilden somit die Ursprungsstellen der Nervenfasern. Inwiefern fortsatzlose, also gänzlich isolirte Ganglienzellen eine Verwendung finden, ist nicht festzustellen. Thatsache ist, dass die Annahme solcher immer weiter zurückgedrängt wird. Die Fortsätze der Nervenzellen bieten je nach ihrer

Zahl, sowie nach ihrem Verhalten zu den Fasern mehrfache Verschiedenheiten, von welchen nur das hervorgehoben werden soll, dass bei der differenzirten Faser der Axencylinder es ist, der in die Substanz der Zelle sich fortsetzt, während der Markcylinder entfernter von der Zelle aufhört. Auch das Verhalten des Axencylinders zu den Substanzen der Zelle erscheint mehrfach verschieden.

Unsere Kenntniss vom dem Nervengewebe der niederen Thiere ist durch die Unzulänglichkeit der bisherigen Untersuchungsmittel von einem einigermaassen befriedigenden Zustande noch weit entfernt, so dass für viele Abtheilungen sowohl die Beziehungen der faserigen Theile zu den zelligen Elementen (der leitenden Apparate zu den centralen) als auch das Verhalten der Fasern selbst noch unbekannt ist. Zwar gibt die Streifung der Nervenstämme und ihrer Verzweigungen bei vielen niederen Thieren den Anschein einer Zusammensetzung aus feineren Fasern, allein es fehlen bestimmtere Nachweise, und vor allem mangelt der Einblick in das genetische Verhalten dieser Gebilde; d. i. ihre Beziehung zur Zelle. So sind es denn eigentlich nur die Nervenfasern der höheren Thiere (ausser Vertebraten noch Arthropoden), auf welche unsere genauere Kenntniss sich beschränkt. Eine Faser entspricht hier einer Reihe von untereinander verschmolzenen Zellen, die ihr Protoplasma in die Bestandtheile der Nervenfaser differenzirt haben, wobei nur noch die Kerne in der Hülle der Faser minder verändert fortbestehen. Im Verlaufe der Nervenfasern finden sich Theilungen der Faser, zuweilen in häufiger Wiederholung, als eine sehr verbreitete Erscheinung.

Hinsichtlich der Endigung bieten die faserigen Elemente des Nervengewebes vielfache, im Grunde nicht sehr von einander abweichende Zustände dar. Es sind die centrifugalleitenden von den centripetalleitenden zu unterscheiden. Die ersteren, zu Muskeln und Drüsen gehend, verbinden sich continuirlich mit den Formelementen jener Gewebe. Am genauesten ist dieses Verhalten an den Muskelfasern (den quergestreiften) bekannt geworden. Die Nervenfaser tritt hier unmittelbar an die contractile Substanz, indem sie das Sarkolemma durchbohrt unter Verschmelzung des Neurilemms mit letzterem, und entweder mehrfach ramificirt mit kernführenden, kolbenartigen Endorganen aufhört, oder gleich nach dem Eintritte in den Sarkolemmschlauch in eine kernhaltige Platte einer protoplasmaartigen Substanz übergeht. Vor dem Eintritte in die Muskelfaser vereinfacht sich die Structur der Nervenfaser. Die centripetalleitenden Nervenfasern besitzen besondere Endapparate in den Sinnesorganen. Es sind entweder einfache Anschwellungen der Faser in ein kernhaltiges, einer Ganglienzelle ähnliches Gebilde, oder es sind complicirtere Gebilde von grosser Mannichfaltigkeit. Immer ist diese terminale Vorrichtung aus Modification einer Zelle entstanden, und der Zellcharakter des Endes ist selten ganz undeutlich geworden.

Literatur. Ausser den Handb. der Gewebelehre sind vorzüglich die Monographien Leydig's zu berücksichtigen. Dann Leydig's Handb. d. vergl. Anat. I. 1. G. Walter, Mikroskop. Studien über das Centralnervensystem wirbelloser Thiere. Bonn 1868. W. Kühne, Ueber die peripher. Endorgane der motor. Nerven. Leipzig 1862. Th. W. Engelmann, Ueber d. Zusammenhang v. Nerv u. Muskelfaser. Leipzig 1863.

B. Von den Organen.

§ 22.

Der Begriff des Organs kann in sehr verschiedener Weise gefasst werden, je nachdem man die Leistungen, also die physiologische Seite, oder die Beziehung zur Zusammensetzung, und somit die morphologische Seite im Auge hat. In physiologischem Sinne werden wir als Organ einen Körpertheil bezeichnen, der eine besondere Leistung für den Organismus vollzieht. Je nach dem Umfange der Leistung und ihrer Spaltungsfähigkeit in einzelne Verrichtungen wird der Begriff des Organs ein sehr verschiedener sein. Aber auch in morphologischem Sinne ergibt sich für den Organbegriff ein hoher Grad von Wandelbarkeit, da man hier das Organ auf den Thierleib beziehen muss, der wieder in seinem Werthe als Einzelwesen bedeutende Verschiedenheiten darbietet. Im Allgemeinen wird uns als Organ im anatomischen Sinne ein räumlich abgegrenzter, aus einer bestimmten Summe von Formelementen zusammengesetzter Theil des Organismus sich darstellen.

Aus dem Verhalten der Formelemente und der von ihnen zusammengesetzten Gewebe resultiren wieder verschiedene Abstufungen. Bei Zusammensetzung von gleichartigen Formelementen wird das Organ einfacher erscheinen, und im andern Falle, bei der Verwendung verschiedenartiger Gewebselemente zusammengesetzter, complicirter, sich darstellen. Je nach der Anzahl der in Verwendung kommenden Gewebe und nach der Art ihrer gegenseitigen Verbindung wird die Complication mannichfaltig gesteigert oder modificirt. Eine andere Verschiedenheit tritt auf durch Wiederholung einer und derselben Einrichtung, wodurch sowohl die Volumszunahme des Organs als auch mit dieser eine Verbreitung im Organismus bewirkt wird.

Eine Summe von gleichartig gebauten, wenn auch nicht immer unmittelbar zusammenhängenden Einzelorganen stellt ein Organsystem vor. Aus einer Summe anatomisch untereinander zusammenhängender Einzelorgane geht eine höhere Kategorie von Organen hervor, die als Organapparate oder Organcomplexe aufgefasst werden, wenn die Einzelorgane von einander verschieden gebaut sind.

Für das Verständniss des Organbegriffes ist die Orientirung über die Frage nach der Individualität von grösster Wichtigkeit, eine Frage, die dem mit nur wenigen Formen Vertrauten vielleicht überflüssig oder doch leicht zu beantworten erscheint, indess bei einiger Kenntniss der Mannichfaltigkeit thierischer Lebensformen gerade als das Gegentheil davon sich herausstellt. In den trefflichen Auseinandersetzungen, die Häckel (Generelle Morphologie I. S. 241) in der als Tectologie bezeichneten allgemeinen Structurlehre gegeben hat, finden wir die Grundlagen für die wissenschaftliche Behandlung dieses Stoffes, die wir hier folgen lassen. Das Individuum kann entweder als physiologisches oder als morphologisches betrachtet werden. Das erstere stellt eine einheitliche Formerscheinung dar, welche kürzere oder längere Zeit eine selbständige Existenz zu führen vermag, die sich in der allgemeinsten organischen Function, der Selbsterhaltung äussert. Als morphologisches Individuum dagegen fassen wir jene einheitliche Formerscheinung, die ein in sich abgeschlossenes, continuirlich zusammenhängendes Ganze

bildet, dessen Theile integrirende sind. Im Momente der Beurtheilung haben wir das morphologische Individuum als unveränderliche Gestalt zu betrachten. Die morphologische Individualität zerfällt wieder in mehrere Kategorien oder Ordnungen, die in bestimmten Organismen je als physiologische Individuen auftreten können. Es sind folgende. I. **Plastiden**, für die Thiere meist nur Zellen, als Elementarorganismen. II. **Organe**, Zellenstöcke, Organsysteme, Organapparate. III. **Antimeren**, Gegenstücke, oder homotype Theile. IV. **Metameren**, Folgestücke oder homodyname Theile. Segmente. V. **Personen** (Prosopen), Individuen im engsten Sinne bei den höheren Thieren. VI. **Cormen**, Stöcke oder Colonien, aus einer Vereinigung von Individuen fünfter Ordnung gebildet. — Jedes dieser verschiedenen Individuen vermag als selbständige Lebenseinheit aufzutreten. Viele Organismen bleiben auf der ersten Stufe stehen. Auf der zweiten finden wir viele niedere Thiere, Coelenteraten. Ebenso auf der dritten manche niedere Thiere. Die vierte Ordnung ist bei vielen niederen Würmern und bei Mollusken vorhanden. Die fünfte besteht bei Gliederthieren und Wirbelthieren, die sechste kommt bei Coelenteraten und Würmern vor.

Alle ein morphologisches Individuum höherer Ordnung vorstellende Organismen gehören ursprünglich einer niederen Ordnung an und durchlaufen meist mehrere derselben, z. B. ein Wirbelthier erscheint mit der Eizelle auf der ersten Stufe, tritt mit der Theilung der Eizelle auf die zweite, und mit der Bildung der zwei Antimeren sondernden Axenplatte auf die vierte, um mit der Anlage der Urwirbel — die als Metameren erscheinen — zur fünften überzugehen.

Durch die Einfügung der Organe in die Kategorien der Individualität wird es möglich, die begriffliche Bestimmung des Organes genauer festzustellen, wenn auch nur auf eine negative Weise, indem wir es von den über ihnen stehenden Individuen ausschliessen.

Bei der Ordnung der Organe in einzelne Abtheilungen von verschiedenem morphologischen Werthe müssen wir einem Theile der Formelemente eine Stelle einräumen. Die quergestreifte Muskelfaser stellt, wie die Nervenfaser, einen Zellencomplex vor und bildet durch die Verschmelzung der Formelemente die niederste Stufe eines Organes. Auf dieser stellt sich wieder die Muskelfaser etwas tiefer als die Nervenfaser, insofern erstere das sie bildende Zellenaggregat durch fortgesetzte unvollkommene Theilung einer einzigen Zelle hervorgehen liess, indess die Nervenfaser durch Verschmelzung vormals discreter Zellen hervorging. Eine zweite Ordnung bilden die einfachen Organe. Theile, die aus gleichartigen Formelementen zusammengesetzt sind (homoplastische Organe, HÄCKEL). Hier reihen sich die Gewebe der Epithelien und Bindesubstanzen ein. Als Organe dritter Ordnung erscheinen die zusammengesetzten Organe (heteroplastische Organe, HÄCKEL), bei deren Zusammensetzung mehrere Arten von Geweben betheiligt sind. Eine vierte Ordnung stellen die Organsysteme und eine fünfte und letzte die Organapparate vor (HÄCKEL, Generelle Morphologie I. S. 296). Für das System gilt das Vorwalten eines und desselben Gewebes, wie auch andere Gewebe immer daran betheiligt sein mögen, während für den Apparat kein solches Vorwalten postulirt wird.

Die functionell gleichen Organe der verschiedenen Thiere reihen sich in diese Kategorien in sehr ungleicher Weise ein. Dieselben Theile, welche in der einen Abtheilung als ein zusammengesetztes Organ erscheinen, stellen sich in einem andern als Organsystem dar, oder können auch als Organapparat erscheinen. Die höhere Form besitzt hier ihren Ausgangspunct in einer niederen, und wir treffen auch in der Bildungsgeschichte der Organe niedere Zustände als Durchgangsstadien für höhere.

§ 23.

Im lebenden Organismus kommt eine Anzahl von Leistungen des materiellen Substrates in Betracht, durch welche die als Leben aufgefasste Erscheinungsreihe bedingt wird. Derselben liegen chemisch-physikalische Processe zu Grunde, die mit einer beständigen Umsetzung des Materials einhergehen und daher als Stoffwechsel bezeichnet werden. Der Körper ernährt sich, indem er das durch den Stoffwechsel verbrauchte Material durch von aussen her aufgenommenes Neues ersetzt, indem er dasselbe sich assimilirt. Die theils mit den Nahrungsstoffen aufgenommenen, theils durch den Stoffwechsel erzeugten, im Organismus nicht mehr verwendbaren Substanzen werden nach aussen entfernt. Daraus resultirt die excretorische Thätigkeit. Wenn die Menge des assimilirten Materials jene des ausgeschiedenen überwiegt, geschieht eine Volumsvergrösserung des Körpers, er wächst. Damit erfüllt er die erste Bedingung zur Production desjenigen Materials, aus dem ein neuer, ihm gleichartiger Organismus hervorgeht, und eben dadurch steht mit der Ernährung auch die Fortpflanzung in engem Zusammenhange.

Mit der Aussenwelt ist der Körper zunächst durch seine Oberfläche in Verbindung. Sie vermittelt ihm die Beziehungen zum umgebenden Medium. Formveränderungen der Oberfläche erscheinen als Bewegungen und lassen die Locomotion entstehen. Und ebenso vermittelt die Oberfläche Wahrnehmungen der Aussenwelt, Empfindungen.

Im einfachsten Zustande des Organismus sind diese Erscheinungen an die den Körper darstellende Substanz, das Protoplasma, geknüpft, welches gleichmässig alle jene Einzelvorgänge vermittelt. Der Körper repräsentirt daher nur potentia eine Summe von Organen, die erst auftreten, wenn die Einzelverrichtung nicht mehr von jedem Theile des Körpers besorgt wird. Das Verhalten, welches in jener Beziehung die einfacheren Organismen dauernd zeigen, besitzen complicirtere nur vorübergehend, und bei den Thieren bietet sich dasselbe nur im ersten Zustande, in der Eizelle dar.

Wenn die Function vor dem Auftreten des Organes in anatomischem Sinne vorhanden ist, so kann die Bildung des Organes als eine Localisirung der Function betrachtet werden. Dafür spricht jener Zustand, wo das Organ noch nicht anatomisch abgegrenzt ist, sondern nur durch seine Function sich von benachbarten Körpertheilen unterscheidet. Die niederen Thiere (Protozoen, Coelenteraten, auch Würmer) liefern hiefür Belege, indem sie manche Organe besitzen, die nur zur Zeit der Function unterscheidbar sind. Ich führe die Geschlechtsorgane als Beispiel an. Das Organ stellt in seiner vorübergehenden Bildung, die nur durch die Producte der Function es auszeichnet, den niedersten Zustand der Differenzirung vor. Damit entsteht ein wichtiges Verbindungsglied zwischen dem mit besonderen anatomischen Attributen ausgestatteten Zustande des Organes und jenem der völligen Indifferenz.

Für die Eintheilung der Organe der Thiere sind bis jetzt nur innerhalb engerer Abtheilungen morphologische Grundlagen gewonnen, so dass eine Eintheilung noch keineswegs der Beziehung auf die Function entbehren kann.

Desshalb sind es die physiologischen Verhältnisse, die wir für die mannichfachen Organkategorien in den Vordergrund stellen müssen. Wir unterscheiden zunächst zwei Hauptgruppen von Organen: solche, welche die Beziehungen zur Aussenwelt vermitteln, und solche, welche auf die Erhaltung des Organismus selbst sich beziehen.

Als Organe, welche die Beziehungen des Körpers zur Aussenwelt vermitteln, haben wir 1) das Integument, 2) die Organe der Bewegung, und 3) die Organe der Empfindung. Die Organe zur Erhaltung des Organismus sondern sich wieder in zwei Gruppen, und wir erhalten: 1) Organe der Ernährung, die auf die Erhaltung des individuellen Organismus sich beziehen, und 2) Organe der Fortpflanzung, durch welche der Organismus über seine individuelle Existenz hinaus, in der Art nämlich, fortgesetzt wird. Jede dieser Abtheilungen gliedert sich wieder auf mannichfache Weise in Unterabtheilungen, die schliesslich einen Organapparat zusammensetzen.

Die Eintheilung der Organe nach diesem physiologischen Princip rechtfertigt sich zunächst durch das gänzliche Fehlen eines anderen, und wird bei einer synoptischen Betrachtung der Organisation auch später noch am Platze sein. Zu erwarten ist aber, dass wenigstens innerhalb der einzelnen Abtheilungen ein morphologisches Princip maassgebend wird, von welchem bereits für die Wirbelthiere durch die sorgfältiger vorbereitete Erkenntniss der Entwickelung theilweise Anwendungen gemacht werden können. Die Entwickelung der Wirbelthiere lehrt uns Organe zusammenzustellen, welche in ihren Functionen sehr weit auseinander liegen, z. B. das Visceralskelet, die Urnieren und ihre Differenzirungsproducte etc. Sie zeigt uns auch, wie grössere Organgruppen nach der Gemeinsamkeit der primitiven Anlage zusammengefasst werden können, wie die aus dem primitiven Darmrohre entstehenden Gebilde, und lehrt damit Primitivorgane kennen. Noch weiter zurückgreifend, bis zu den ersten Differenzirungen des Körpers in die Keimblätter, trifft man in letzteren umfassendere Grundlagen für die Bildung weiterer Kategorien. Hierin zeigt sich ein zwar noch fernes aber doch bereits deutlich erkennbares Ziel, dessen Erreichung einen wesentlichen Theil der morphologischen Aufgaben bildet.

Von den morphologischen Erscheinungen der Organe.

1. Differenzirung.

§ 24.

Dieselbe Erscheinung, die wir bei der Entstehung der Gewebe betrachteten, und in einer Sonderung anfänglich gleichartiger Theile fanden, treffen wir in der Entfaltung der mannichfachen, die unendlich zahlreichen Abstufungen und Verschiedenheiten thierischer Organisation bedingenden Organe. Indem eine Verrichtung, die anfänglich einem einfachen Organe übertragen ist, allmählich theilweise nur einem bestimmten Abschnitte dieses Organes zukommt, indess andere Abschnitte andere Theile derselben Function übernehmen, erscheint sowohl eine Spaltung der Verrichtung, wie eine Sonderung des Organs in Einzelorgane; die letzteren können dann je nach ihren Beziehungen ein Organsystem oder einen Organapparat zusammensetzen.

Durch Wiederholung derselben Erscheinung gehen am Organismus Complicationen vor sich. Die einfache Anlage des Körpers wird in eine Vielheit von Einrichtungen zerlegt, deren jede einer besonderen Verrichtung vorsteht. Was vorher die Gesammtleistung Eines Organes war, wird nach jener Sonderung durch eine Summe von Einzelleistungen vorgestellt. Die morphologische Sonderung oder Differenzirung beruht also auf einer Theilung der physiologischen Arbeit.

Durch diese Arbeitstheilung wird eine höhere Ausbildung der Leistungen eines Organes erfolgen, indem der Bau der bezüglichen Theile, andere Verrichtungen aufgebend, nur in jener einen Richtung fortgebildet wird. Da die Differenzirung die ungeheure Mannichfaltigkeit der Formerscheinung der Organismen bedingt und wir bei jedem einzelnen denselben Vorgang im Laufe seiner individuellen Entwickelung sehen, müssen wir sie als die wichtigste Grunderscheinung betrachten.

Verfolgen wir nun wie die Differenzirung die einzelnen Organapparate aufbaut, von den einfachsten Zuständen zu grossen Complicationen überführend.

§ 25.

Die Integumentbildungen zeigen sich bei ihrem ersten Auftreten als eine Differenzirung an der Oberfläche des Körpers. Bei den niedersten Organismen, deren Leib noch aus gleichartigem Protoplasma besteht, kann durch die eigenthümlichen Bewegungen des Körpers jeder innere Theil unmittelbar an die Oberfläche treten, und so zur Begrenzung des Körpers beitragen. Ein Integument fehlt daher, und die jeweilige äusserste Schichte des Protoplasma vertritt dessen Stelle. Durch Differenzirung dieser äussersten Protoplasmaschichte tritt selbst bei den niederen Organismen eine Integumentarbildung auf, und kann sogar durch Abscheidungen von Kalk oder Kieselerde zu einem festen Gehäuse erstarren. Die einfachste Form dieses Integumentes ist bei den einzelligen Organismen die sogenannte Zellmembran. Wenn der Körper durch Vervielfältigung der Formelemente sich complicirt, tritt auch das Integument auf eine höhere Stufe, und an der Bildung desselben betheiligen sich bestimmte Gewebe, entweder einfache Epithelien, oder bei noch weiterer Differenzirung Epithelien und Bindegewebe.

Die schon bei der einzelnen Zelle vorhandene abscheidende Thätigkeit spielt eine grosse Rolle, indem daraus einmal die Bildung von Schalen und Gehäusen hervorgeht, die durch mehrere Abtheilungen des Thierreiches von Bedeutung sind. Das Wesentliche dieser Gebilde besteht in schichtenweisen Ablagerungen einer mit Kalktheilen mehr oder minder reich imprägnirten organischen Substanz auf verschieden ausgedehnten Strecken der Körperoberfläche. Diese secretorische Thätigkeit der Haut, die meist ihre Producte nach aussen absetzt, kann auch nach innen, in besonderen Räumen des Integuments stattfinden und so innere Schalen erzeugen.

Von den Schalenbildungen unterscheiden sich die Ablagerungen von Kalksalzen, die im Innern des Integuments über den ganzen Körper vertheilt vorkommen, oder die vom Integument aus auf innere Theile des Körpers

übergehen (Corallenthiere, Echinodermen). Es ist das kein localer Process mehr, wie bei der Schalenbildung der Mollusken; er unterscheidet sich von letzterem durch sein Auftreten innerhalb der Gewebe des Körpers. Je nach der Masse des deponirten Kalkes kommen durch diese Einlagerungen mehr oder minder feste Gerüste für den übrigen weichen Körper, oder selbst gehäuseähnliche Bildungen zu Stande.

Während so einerseits durch Aufnahme unorganischer Stoffe ein Festwerden des Integuments erfolgt, wird ein ähnliches Resultat auch dadurch erzielt, dass die organisirte äusserste Hautschicht (das Epithel des Körpers) eine bald weichere bald derbere und resistente organische Substanz über sich absetzt, die dann in einfacher Lage oder in mehrfachen Schichten den gesammten Thierleib überkleidet. Von der Schalenbildung unterscheidet sich dies Verhältniss vorzüglich durch die Ausdehnung über den ganzen Körper, sowie durch den innigen Zusammenhang der abgeschiedenen Schichten mit der daruntergelegenen Matrix (dem Epithel), welche in einem höheren Grade der Entwickelung mit feinen Fortsätzen die Dicke der Schichten durchsetzt. Bei weicher und dehnbarer Beschaffenheit dieser Form der Integumentbildung ist sie kein Hinderniss für Bewegungen des Körpers, dem sie Streckung und Zusammenziehung gestattet (Rundwürmer). Ein Festerwerden jener Schichten setzt, bei einiger Mächtigkeit derselben, den Bewegungen Schranken. Mit einer chemischen Umwandlung werden die Integumentschichten zu einer festeren Decke. Dann bleiben zwischen den solideren Abschnitten des gegliederten Leibes (Arthropoden) weichere Stellen, welche die festeren Ringe verbinden und dadurch die Beweglichkeit zulassen. Auch hier erhöhen Kalkablagerungen die Festigkeit des Integuments. Dasselbe wird in den höheren Abtheilungen (bei den Wirbelthieren) durch Verknöcherungen des Hautgewebes selbst geleistet, die als Schuppen, Platten oder Tafeln erscheinen.

Die secretorische Thätigkeit des Integuments, die anfänglich in mehr gleichartigen, von der Oberfläche ausgehenden weichen oder festen Abscheidungen sich kundgibt, ist bei weiterer Differenzirung auf absondernde Apparate, Drüsen, beschränkt. Die ausserordentlich mannichfaltige Functionsweise dieser Organe weist dem Integument sehr verschiedenartige Beziehungen zu anderen Verrichtungen zu. Noch mehr aber wird die ursprüngliche Bedeutung der Haut als Körperhülle dadurch modificirt, dass sie Stützorgan wird, und dass sie Organe differenzirt, welche den Functionen der Ernährung und der Fortpflanzung untergeordnet sind, oder welche als Sinnesorgane zur Wahrnehmung von äusseren Zuständen dienen. Als Stützorgan erscheint die Haut mit der Abscheidung von festen Schalen und Gehäusen, oder durch die oben berührten Kalkdepositionen in ihr Gewebe selbst. Sie liefert damit die erste Skeletbildung, welche also, noch mit einem anderen Organe verbunden, ein Hautskelet ist. Bei den chitinisirten Hautschichten der Gliederthiere ist sehr verbreitet die gleiche Beziehung gegeben, das Hautskelet schickt aber hier noch Fortsätze ins Innere des Körpers und complicirt damit die Skeletbildung, was bei den Schalenbildungen der Mollusken nur in beschrankterer Weise der Fall ist.

§ 26.

Die Bewegung des Körpers äussert sich in ihrem einfachsten Verhalten als allmähliche Formveränderung, die durch die Contractilität des Protoplasma bedingt wird. Sind diese Formveränderungen ausgiebiger und erfolgen sie nach bestimmter Richtung, durch einseitige Verlängerung des Körpers, durch Aussenden von Fortsätzen, die sich festheften, und welchen allmählich die übrige Körpermasse nachfolgt (Myxomyceten, Rhizopoden), so resultirt aus ihnen die Ortsbewegung. Diese unterscheidet sich also nur graduell von der unbestimmteren Formveränderung. Das Protoplasma ruft durch seine Contractilität auch da noch Ortsbewegungen hervor, wo es sich bereits mit einer differenten aber noch weichen Integumentschichte überkleidet hat. Diese Schichte folgt dann den Bewegungen des von ihr umhüllten Leibes (Gregarinen).

Mit einer weiteren Differenzirung, die bei den Thieren immer von einer histiologischen Sonderung eingeleitet wird, treten für die Bewegung bestimmte Organe auf. Die einfachsten derselben sind feine bewegliche Härchen, Wimperhaare, Cilien, welche auf der Oberfläche des Körpers vertheilt sind. Durch ihre Thätigkeit entstehen ergiebigere Ortsveränderungen. Für niedere pflanzliche Organismen erscheinen diese Wimperhaare an sich in derselben Weise, wie bei den Thieren, während sie aber dort Fortsätze des aus Einer Zelle bestehenden Körpers vorstellen, sind sie bei den Thieren auf die vom Innern des Körpers differenzirte Oberfläche gewiesen, die sie tragenden Formelemente sind besondere.' Die Wimperbedeckung bleibt bei den niederen Thieren das hauptsächlichste Bewegungsorgan, bald vollständig den Leib überziehend (Turbellarien), bald nur auf einen Theil des Körpers beschränkt (Rotatorien). Auch da, wo sie den ausgebildeten Thieren fehlt, oder doch für die Locomotion bedeutungslos ist, ist sie ein locomotorisches Attribut der ersten Entwickelungszustände (Coelenteraten, die Mehrzahl der Würmer und Mollusken).

Die Verbindung des Bewegungsapparates mit dem Integument besteht auch noch mit dem Auftreten von Muskelgewebe. Die Fasern dieses Gewebes sind innig mit der Haut verbunden, gehen aus der Anlage des Integuments hervor, und stellen mit den übrigen Geweben des letzteren einen die Körperumrisse darstellenden Schlauch vor, der durch Verkürzung oder Verlängerung die Locomotion bewerkstelligt. Die Anordnung der Muskelfasern bietet eine gewisse Regelmässigkeit zumeist erst mit der Gliederung des Körpers in einzelne hintereinander gelegene Abschnitte, und mit der Entwickelung von Stützorganen zeigt sich eine Differenzirung des Musculatur in einzelne Gruppen. Die Gliederung der Musculatur entspricht dann der Segmentirung des Körpers, und erscheint in ihren einzelnen Abschnitten um so mannichfaltiger, je verschiedener die Leistungen sind, welche den einzelnen Metameren zukommen. Was beim Hautmuskelschlauch durch die in verschiedener Richtung sich kreuzenden Fasern erzeugt wird, nämlich die Verschiedenartigkeit der Bewegung, das wird bei differenzirter Musculatur durch gegeneinander wirkende und eben dadurch in toto in ihrer Thätigkeit harmonirende Muskelgruppen vollzogen.

Durch den Hautmuskelschlauch und die aus ihm hervorgehenden Differenzirungen wird die Locomotion durch Bewegung des gesammten Körpers bewerkstelligt, und es ist das gesammte Integument, welches an jener Thätigkeit betheiligt ist. Von da aus findet nun eine fernere Differenzirung statt, indem an bestimmten Theilen des Körpers besondere Anhänge als Gliedmaassen sich hervorbilden, die, wie Hebelarme, beim Ortswechsel thätig sind. Sie erscheinen bald als einfache weiche Fortsätze des Hautmuskelschlauches (Ringelwürmer), bald als gegliederte Gebilde, welche entweder vom Integumente her (Arthropoden), oder von Seiten innerer Skeletbildungen (Wirbelthiere) eine Stütze erhalten. Die Complicirung der Musculatur steht mit der Entwickelung von Stützorganen in engem Connexe, und beide bilden einen einzigen Bewegungsapparat, von dem das Skelet die passive Rolle übernimmt.

In niederen Organismen sind die Stützorgane wegen fehlender Beziehungen zu einer gesonderten Musculatur ohne alle grössere Bedeutung für die Bewegung. Sie bilden einfache Gerüste, in und um welche der weiche Körper gelagert ist. Bei den festen Skeletbildungen der Corallen ist noch dasselbe der Fall, und erst bei dem Hautskelete der Echinodermen, welches der Musculatur zur Befestigung dient, setzt sich der Bewegungsapparat aus einem activen und passiven zusammen. Die Hautskelete spielen von da an eine wichtige Rolle, bald in der einfacheren Form der Schalen und Gehäuse der Mollusken, bald in der zusammengesetzteren des chitinisirten Hautskeletes der Gliederthiere. Sie vereinigen in sich die Functionen von Schutz- und Stützorganen, und stellen somit einen niederern Zustand vor, als der durch die Trennung beider Verrichtungen gegebene ist. Diese Trennung geschieht mit dem Auftreten eines inneren Skeletes, das zwar noch eine Umhüllung abgibt für die in den Cavitäten des Körpers geborgenen Organe, aber vom Integumente sich unabhängig gemacht hat (Wirbelthiere). Durch seine Beziehungen zur Musculatur, die ihm aufgelagert ist, während sie bei den Hautskeleten diesen eingelagert erscheint, unterscheidet es sich von letzteren nicht minder als durch seine andere Zusammensetzung, indess seine Gliederung wie jene des Hautskelets der Arthropoden einer Gliederung des übrigen Körpers entspricht.

§ 27.

Unter allen Organen der Thiere bietet das Nervensystem und seine peripherischen Apparate, welche zur Aufnahme äusserer Zustände dienen, die grössten Schwierigkeiten der Beurtheilung. Die Erkenntniss der bezüglichen Organe ist um so mehr erschwert, je weiter dieselben sich in morphologischer Hinsicht von jenen der Wirbelthiere entfernen, und es ist oft nur ein Schein von Aehnlichkeit, der uns bestimmt, irgend einer Bildung diese oder jene Bedeutung zuzuschreiben. Für die Entscheidung, ob eine Einrichtung zur Wahrnehmung eines sinnlichen Eindruckes qualificirt sei, fehlt uns jede sichere Grundlage, sobald die fragliche Einrichtung von den bei den höheren Wirbelthieren functionell erkannten Verhältnissen wesentlich abweicht. Auch ist gänzlich unbekannt, ob die Reihe der Sinnes-

empfindungen, in derselben Weise, wie sie bei den höheren Wirbelthieren analysirt wurde, im Thierreiche abschliesse, ja es ist sogar mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass total verschiedene äussere Lebensbedingungen, wie wir sie im Thierreiche finden, auch eine quantitative und qualitative Verschiedenheit der Sinnesempfindungen setzen werden.

Das Nervensystem erscheint in seinem einfachsten Zustande als ein im Innern des Körpers geborgenes, aus Zellen zusammengesetztes Organ, von welchem faserige Elementartheile (Nervenfasern) zu den verschiedenen Theilen des Körpers ausstrahlen. Die letzteren bilden den peripherischen, die Zellen den centralen Abschnitt, den man, wie alle Vereinigungen von Nervenzellen, als »Ganglien« bezeichnet. Durch das Auftreten mehrerer unter einander verbundener Ganglien entstehen die ersten Complicirungen, die nach sehr differenten Richtungen sich weiter entfalten. Die das Centralorgan darstellende Ganglienmasse sondert sich, in der Nähe des Einganges zum Darmcanale gelagert, in mehrere Theile, die unter einander durch Verbindungsfasern (Commissuren) in Zusammenhang stehen. Sie bilden so einen Nervenring, der den Schlund umfassend, als Schlundring bezeichnet wird. Bei den strahlig gebauten Thieren vermehrt sich die Zahl der Ganglien in einer den Radien entsprechenden Weise, und auch die peripherische Vertheilung der Nerven folgt genau den allgemeinen Verhältnissen des Baues. Mit der bilateral symmetrischen Körperform ordnet sich auch das Nervensystem nach dieser. Der Schlundring besitzt anfänglich nur eine obere Ganglienmasse; das Hinzutreten einer anderen scheint erst mit der Metamerenbildung zu Stande zu kommen, und ursprünglich von einem andern Abschnitte des Körpers abhängig zu sein. Die Vereinigung im vordersten Theile des Körpers ist demnach ein secundärer Zustand. Man unterscheidet dann ein dorsales und ventrales Ganglion, von denen jedes meist aus zwei seitlichen Abschnitten besteht. Die verschiedengradige Ausbildung dieser Schlundganglien steht in engstem Zusammenhange mit den daraus hervorgehenden Nerven, und von diesen spielen die für die Sinnesorgane bestimmten die bedeutendste Rolle. Mit der Ausbildung der Sinnesorgane zeigt sich auch das bezügliche Ganglion an Umfang sehr beträchtlich, sowie es mit der Verkümmerung derselben rückgebildet erscheint. Die oberen Schlundganglien sind die in der genannten Beziehung wichtigsten, da von ihnen in der Regel die Nerven der höheren Sinnesorgane ausgehen.

Aus dieser Form leitet sich unmittelbar eine andere ab, für welche die deutlich ausgesprochene Metamerenbildung des Körpers als das bedingende Moment erscheint. Während bei den ungegliederten, mit Schlundring versehenen Thieren die ventralen Körpertheile durch die von den unteren Schlundganglien entspringenden Nerven versorgt werden, so tritt mit der Abtheilung des gesammten Körpers in hintereinander gelegene Theile (Glieder) eine Vermehrung der ventralen Ganglien ein. Es entsteht durch die Bildung je eines Ganglienpaares für jedes Gliedstück eine ventral gelagerte Reihenfolge von Ganglien, die, unter sich durch Längscommissuren verbunden, eine Ganglienkette bilden, das Bauchmark. Ringelwürmer und Arthropoden sind Repräsentanten dieser Form. Innerhalb dieser Form entstehen

durch weitere Differenzirung mannichfaltige Variationen. Erstlich wechselt das Volum der Ganglien nach der Verschiedenheit des Volums der mit Nerven zu versorgenden Körpertheile, und zweitens geht an ganzen Abschnitten des Bauchmarks eine Verschmelzung der Ganglien in grössere Ganglienmassen vor sich. Der letztere Zustand erscheint zwar als eine Verringerung der Zahl der Ganglien, ist aber nur eine Differenzirung des gesammten Bauchmarkes, aus dem grössere aus Summen von Ganglien bestehende Abschnitte hervorgehen.

Aehnliche Differenzirungen des centralen Nervensystems sind auch bei einer dorsalen Lagerung desselben gegeben. Mit der Ausbildung des vordersten Körperabschnittes zu einem Kopfe entfaltet sich der vorderste Theil des Nervencentralorganes zu einem besonderen Abschnitte, dem Gehirn, welches von dem übrigen mehr gleichmässigen Medullarrohre, dem Rückenmarke sich abgrenzt. In weiterer Differenzirung gehen am Gehirn wieder verschiedenartig ausgebildete Abschnitte hervor.

Bei niederen Thieren werden auch die Eingeweide von den Centralorganen mit Nerven versorgt und erst auf einer höheren Bildungsstufe entstehen für jene besondere Ganglien, die zwar mit den Centraltheilen durch Nervenstrange in Verbindung, doch in gewissem Grade selbständige Nervencentren vorstellen. Die Vermehrung der Ganglien dieses Eingeweidenervensystems, ihre Verbindung unter einander zu reichen, die bezüglichen Organe begleitenden Nervengeflechten, sind Erscheinungen, welche eine auf Grund neuer Differenzirungen vor sich gehende Weiterbildung kundgeben.

Da die Sinnesorgane anatomisch betrachtet nur besonders eingerichtete Endapparate der Empfindungsnerven sind, so kann erst da von ihnen die Rede sein, wo ein Nervensystem erkannt ist. Dabei ist jedoch immer zu beachten, dass ein bestimmter Grad der Empfindung auch dem indifferenten Organismus zukommt. Einzellige Organismen liefern hiefür Belege. Auch bei Thieren, an denen noch kein Nervensystem nachgewiesen werden konnte, wie die Infusorien, sind sinnliche Wahrnehmungen, wenn auch niederster Art vorhanden, wie aus manchen Erscheinungen zu erschliessen ist. Bei der Differenzirung der Sinneswerkzeuge ist die Bildung der specilisch verschieden fungirenden Organe von der allmählichen Ausbildung und Complicirung dieser einzelnen Organreihen zu unterscheiden. Es liegen zwar nur spärliche Thatsachen vor, aus denen geschlossen werden kann, dass die verschieden qualificirten Sinnesorgane aus einer gemeinsamen indifferenten Anlage in den einzelnen grossen Abtheilungen des Thierreiches sich hervorbilden, dass das, was Geruchs- oder Gehör- oder Sehorgan wird, ein anfänglich indifferentes Sinnesorgan als Vorläufer habe, aber dennoch scheint eine solche Annahme nothwendig, da durch sie eine Lücke in der stufenweisen Differenzirung ausgefüllt wird. Von den Thatsachen, welche diese Auffassung stützen, soll nur die erwähnt werden, dass fast alle höheren Sinnesorgane aus dem die allgemeinsten Sinneswahrnehmungen (Gefühlsinn) vermittelnden Integumente hervorgehen, und dass gerade bei höheren Thieren (Vertebraten), wo die percipirenden Organe der höheren Sinne vom Integu-

ment entfernt liegen, die Bildung gerade der wesentlichsten Theile aus dem Integumente erfolgt. Die höheren Sinnesorgane können somit ohne Zwang als Differenzirungen aus dem niedersten Sinnesapparate angesehen werden.

Der niederste als Gefühlssinn zu bezeichnende Sinn ist im gesammten Integument verbreitet, und für ihn bestehen verschiedenartig zusammengesetzte Endapparate der Nerven, die das Gemeinsame besitzen, dass sie dicht an der Oberfläche angebracht sind, oder sogar mit Fortsätzen sich darüber hinaus verlängern. Dieser Sinn localisirt sich mit der Differenzirung des Integuments an verschiedenen Stellen, aus denen sich besondere Organe als Tastwerkzeuge hervorbilden. Hieher gehören die vielartigen Fortsatzbildungen des Integuments, die als Tentakel oder Fühlfäden bezeichnet sind. Bald sind diese Vorrichtungen über den gesammten Körper verbreitet, bald beschränken sie sich auf bestimmte Stellen des Leibes, besonders da, wo grössere Parthieen der weichen Körperoberfläche durch Abscheidungen (in Form von Schalen, Gehäusen und anderen Hautskeletformen u. dergl.) von der unmittelbaren Berührung des umgebenden Mediums abgeschlossen sind. Eine Anzahl in grosser Verbreitung vorkommender Einrichtungen macht es nicht unwahrscheinlich, dass ausser den Tastorganen noch andere von den gewöhnlich unterschiedenen Sinnesorganen verschiedene Vorrichtungen zu sinnlichen Wahrnehmungen im Integumente verbreitet sind. Hinsichtlich der Organe der Geschmacksempfindung ist für die unteren Abtheilungen nichts Bestimmtes nachzuweisen, und es ist wahrscheinlich, dass sie die Resultate einer höheren Differenzirung sind. Das Gleiche gilt auch für Geruchsorgane. Es finden sich zwar bei niederen im Wasser lebenden Thieren wimpernde Körperstellen, zu denen ein Nerv gelangt, der dort seine Endigung besitzt. Dadurch wird diese Stelle geeignet, durch die Zustände des sie bespülenden Wassers erregt zu werden, und so eine Sinnesempfindung zu erzeugen. Es bleibt jedoch unentschieden, ob die Art der Empfindung mit der Geruchswahrnehmung näher oder entfernter verwandt ist, oder ob es eine Wahrnehmung ist, die einem allgemeinen Gefühle, wie z. B. der Empfindung von Temperaturunterschieden, sich anreiht.

Bestimmter treten jene Organe in die Reihe der specifischen Sinneswerkzeuge, wenn sie mit der Ausbildung eines auch andere höhere Sinnesorgane tragenden Kopfes mit diesem verbunden sind, oder wenn sie Einrichtungen erkennen lassen, aus welchen ein höherer Werth des Organes hervorgeht. Die Vergrösserung der Oberfläche der percipirenden Stelle durch Faltenbildung, ihre Einlagerung an Orte, die der Einwirkung des umgebenden Mediums günstig erscheinen, sind als solche Einrichtungen anzuführen.

Als Hörorgane fasst man mit einem Fluidum gefüllte Bläschen auf, in deren Wandung ein Nerv zur Endigung kommt. In der einfachsten Form liegt das Bläschen dem centralen Nervensystem unmittelbar auf, oder es tritt der Nerv zum Bläschen hervor. Fast regelmässig bergen diese Bläschen feste Concremente oder krystallinische Bildungen, sehr häufig auch regelmässige Krystalle, die sehr allgemein aus kohlensaurem Kalke bestehen. Ebenso finden sich häufig haarförmige Verlängerungen der Endapparate, die ins

Lumen des Bläschens einragen. Diese bei den wirbellosen Thieren vorherrschende Form des Hörorgans complicirt sich bei den Wirbelthieren durch Fortsatzbildungen, durch welche an die Stelle eines einfachen Bläschens der als Labyrinth bekannte Theil des Hörorgans tritt. Durch schallleitende und schallverstärkende Apparate werden dann neue Einrichtungen erzeugt, welche dem Hörorgane sich anschliessen. Da das Labyrinthbläschen der Wirbelthiere aus dem Integument hervorgeht, so stehen auch die in seinen Wandungen sich differenzirenden Endapparate des Hörnerven in genetischem Zusammenhange mit den im Integumente liegenden Endapparaten der Gefühlsnerven, und können demnach als specifisch ausgebildete Abzweigungen der niedersten Sinnesorgane angesehen werden. Inwiefern eine solche Auffassung auch für die übrigen Abtheilungen gilt, ist bis jetzt noch unermittelt. Jedenfalls ist eine Verbindung des Hörorgans mit dem Integumente nur für wenige derselben erkannt worden, so dass neben der vorhin erwähnten auch noch eine andere Bildungsweise des Hörorgans möglich bleibt.

Auch für die Sehorgane scheint ein mehrfacher Modus der Entstehung gelten zu müssen. Wenn wir jene früher häufig als Augen bezeichneten Bildungen, die in blossen Pigmentflecken bestehen, ausschliessen, und erst da ein Auge annehmen, wo eine bestimmt geformte Nervenendigung unter oder an der Körperoberfläche als lichtpercipirender Apparat erkannt werden kann, so treffen wir die einfachste Form als eine mit Pigment umgebene Endigung eines Nerven. Durch die lichtabsorbirende Eigenschaft des Pigmentes mögen unbestimmte Vorstellungen von Hell und Dunkel erzeugt werden, oder es erfolgen nur Erregungen, die von dem, was wir »Sehen« nennen, unendlich weit abliegend, nur durch die Wärmestrahlen des Lichtes erzeugt werden.

Wenn die genannte Verwendung von Pigment eine mehr problematische ist, so stellt sie sich in bestimmten Beziehungen dar, wo sie die stäbchenförmige Nervenendigung nur zum Theil umhüllt, so dass das äusserste Ende desselben frei bleibt, und damit allein der Lichtwirkung ausgesetzt ist. Durch Vereinigung einiger oder auch vieler Nervenendigungen entstehen in verschiedenem Grade zusammengesetzte Sehorgane, deren lichtpercipirende Elemente (Stäbchen) eine entweder convexe oder concave Schichte formiren. Eine andere Complication entsteht durch das Hinzutreten lichtbrechender Organe (Linsen), die wieder ausserordentlich mannichfaltige Verhältnisse darbieten, immer aber, mittelbar oder unmittelbar aus dem Integument hervorgehen. Bei den Augen mit convexer Oberfläche der Stabchenschichte sind sie in der Regel in einer der Zahl der percipirenden Endgebilde entsprechenden Summe vorhanden, indess den Augen mit concaver Stäbchenschichte eine einfache Linse zukommt. Indem endlich zu dem Nervenapparate des Sehorgans noch andere, dessen Leistungsfähigkeit modificirende oder erhöhende Einrichtungen hinzutreten, wird aus dem Auge eines der complicirtesten Organe des Organismus.

Was die Lagerung des Sehorgans am Körper angeht, so gibt sich auch hierin die Erscheinung der Differenzirung zu erkennen, indem in den Abtheilungen der Würmer, dann auch bei Mollusken die augentragenden Körper-

theile sehr wechselnd sind, und auch die Zahl der Augen innerhalb weiterer Grade schwankt. Daran schliesst sich das Vorkommen einer grösseren Zahl von Sehorganen an dem zum »Kopfe« sich ausbildend vordersten Körpertheile, bis endlich an demselben Theile nur eine auf zwei beschränkte Augenzahl sich vorfindet.

§ 28.

Die **Ernährung** des thierischen Körpers zerfällt in eine Anzahl verschiedener, aber von einander abhängiger und innig mit einander verbundener Thätigkeiten. Die Aufnahme der zur Ernährung verwendbaren Stoffe, ihre chemische Umwandelung durch die Verdauung, die Bildung einer ernährenden Flüssigkeit aus den verdauten Substanzen, und die Vertheilung dieser Flüssigkeit im Körper, dann die beständige Erneuerung der auf diesem Wege abgegebenen und die Entfernung des dafür aufgenommenen, für den Körper unbrauchbar gewordenen Materiales aus dem Stoffwechsel: diess sind die Grundlinien des Bildes, welches sich aus dem Begriffe der Ernährung entfaltet, und zugleich die einzelnen Acte enthält, in welche die Gesammterscheinung der Ernährung sich gliedert. Bei den einfachsten Organismen gehen die Functionen der Ernährung gleichwie bei den Formelementen der differenzirten Organismen von statten, ohne an besondere Organe gebunden zu sein, indem das indifferente Protoplasma ihr Träger ist. Niedere Organismen ernähren sich wie die Zellen der Pflanzen und der Thiere. Assimilirbare Stoffe werden durch die Oberfläche des Körpers aufgenommen und verbrauchte ebendaselbst wieder ausgeschieden. Mit einer Differenzirung entsteht eine bestimmte Stelle für die Aufnahme der Nahrungsstoffe, die so in das Parenchym des Körpers gelangen, ohne dass für sie daselbst besondere Stellen als verdauende Räume vorhanden wären, und mit einer weiteren Differenzirung sondert sich ein Verdauungsapparat vom übrigen Körper. Es entstehen mit der allmählichen Complication des Organismus Organe, in denen die durch den **Verdauungsapparat** aus den aufgenommenen Nahrungsstoffen gezogenen Substanzen eine ernährende Flüssigkeit bilden, welche im Körper umherbewegt wird. Damit entstehen die **Organe des Kreislaufes**. Da der beständige Verbrauch an zugeführten Stoffen sich auch auf gasförmige erstreckt, so werden durch die völlige oder theilweise Beschränkung der Function des Verdauungsapparates auf die Zufuhr und Bewältigung von festen und tropfbarflüssigen Stoffen Organe nöthig, welche die auf dem Wege des Stoffwechsels verbrauchten Gase dem Organismus ersetzen. Es sind **die Athmungsorgane**. Durch sie geschieht zugleich die Abscheidung der verbrauchten Gase, während die Abscheidung der übrigen Auswurfstoffe durch besondere Werkzeuge, die **Excretionsorgane** besorgt wird.

Der Verdauungsapparat wird in der einfachsten Form aus einem im Körper befindlichen Hohlraume dargestellt, welcher durch eine Oeffnung mit der Aussenwelt communicirt. Die Oeffnung dient zur Aufnahme der Nahrungsstoffe — als Mund — sowie auch durch sie unverdaute Reste der Nahrung entfernt werden (Coelenteraten, viele Würmer, manche Echinodermen).

Das Auftreten einer Afteröffnung ruft eine fernere Trennung der Functionen hervor, und verwandelt den Blindsack in ein an zwei Enden offnes Rohr, dessen einzelne Abschnitte wieder verschiedenen Verrichtungen dienen. Der erste mit dem Munde zusammenhängende Abschnitt bildet eine Speiseröhre, die zur Einleitung der Nahrung dient, denn erst der folgende meist erweiterte oder mit Blindsäcken ausgestattete Abschnitt bildet die eigentlich verdauende Cavität, den Magen, und der Endtheil des ganzen Apparates dient zur weiteren Veränderung der Nahrungsstoffe und Ausleitung der Speisereste und öffnet sich mit dem After nach aussen. Mit dieser Differenzirung des Darmrohres in einzelne ungleichwerthige Abschnitte ist die bedeutendste Complication gegeben, gegen welche die ferneren Differenzirungen untergeordnet sind. Ausser wechselnden und ausserordentlich mannichfaltigen Grössenverhältnissen der einzelnen Abschnitte entstehen am Darmrohre noch verschiedene Vorrichtungen, die entweder auf besondere neue Leistungen berechnet sind, oder nur eine fernere Arbeitstheilung ausdrücken. Organe zum Ergreifen oder zum Zerkleinern der aufgenommenen Nahrung — Kauwerkzeuge — verbinden sich mit dem Munde, oder zeichnen einen Abschnitt der Speiseröhre aus. Auch im Magen sind solche Kauorgane zuweilen angebracht. Wo sie meist dicht hinter der Mundöffnung im Anfange der Speiseröhre sich finden, wird dieser Abschnitt häufig durch stärkere Musculatur ausgezeichnet, und meist als Schlundkopf oder Pharynx unterschieden.

Die Vergrösserung des Binnenraumes des Darmcanals bewirken Erweiterungen oder blindsackförmige Ausstülpungen. Im Verlaufe der Speiseröhre entstehen so Kropfbildungen, am Magen Blindsäcke, am übrigen Darme Blinddärme (Coeca) in mannichfaltiger Complication, bezüglich der Zahl und Anordnung. Uebertrifft die Länge des Darmcanals jene des Körpers, so ordnet er sich in Form von auf- und absteigenden Schlingen oder von Spiraltouren, und passt sich so dem Umfange der ihn bergenden Leibeshöhle an. Zur Bethätigung des Verdauungsprocesses im Allgemeinen stehen mit dem Darmcanale noch Absonderungsorgane in Verbindung, deren Producte auf die Nahrungsstoffe lösend und chemisch verändernd einwirken. Solche Drüsen sind bald über den ganzen Darmcanal verbreitet, bald zeichnen sie nur bestimmte Abschnitte aus. In der einfachsten Form sind sie von der Darmwand noch nicht differenzirt und dann häufig keine selbständig abgegrenzten Theile. Die von der Darmwand räumlich abgegrenzten werden vornehmlich in zwei Abtheilungen unterschieden. Eine davon stellt die in die Mundhöhle oder in die Nähe derselben ausmündenden Drüsen vor, die man als Speicheldrüsen bezeichnet. Eine andere Gruppe findet sich an dem der eigentlichen Verdauung dienenden Abschnitte, und wird als gallebereitender Apparat, Leber, angesehen. Es ist wohl zu beachten, dass die Bezeichnungen solcher Organe mit Namen, welche von den physiologisch genau gekannten Organen der höhern Organismen hergenommen sind, nur als hypothetische gelten können, da von einer physiologischen Erkenntniss der meisten Organe niederer Thiere noch keine Rede sein kann. So sind es auch nur allgemeine Aehnlichkeiten, die uns die gefärbte Umkleidung des

Darmcanals niederer Thiere als Leber denken lassen. Mit der verdauenden Cavität ist dieses Organ in Form eines Epithels bei den Coelenteraten, manchen Würmern und auch bei den Insecten verbunden, bis es sich auf bestimmte blindsackartige Anhänge des Darmcanals beschränkt, und somit den ersten Grad einer selbständigen Erscheinung vorstellt. Die Leber erscheint dann entweder in Form zahlreicher den Darmcanal in einer grösseren Ausdehnung besetzenden Follikel, oder sie ist in grössere Drüsencomplexe vereinigt, welche bald zerstreut, bald verbunden in den Darmcanal einmünden. Die Differenzirung der Leber läuft also auf eine allmähliche Ablösung des Organes vom Darme hinaus, so dass es am Ende dieser Reihe nur durch seine Ausführgänge mit dem Darmcanal verbunden ist (höhere Mollusken, Wirbelthiere).

§ 29.

Wenn der Darmcanal als eine einfache, in den Körper eingesenkte Hohlung rings vom Körperparenchym umgeben wird, so werden die durch die Verdauung bereiteten, zur Ernährung des Korpers dienenden Stoffe durch die Darmwandungen in den Körper befördert, um dort je nach ihrer Beschaffenheit assimilirt zu werden. Je kürzer der Weg ist, den die ernährende Flüssigkeit bis zu den äussersten Theilen des Korpers zurückzulegen hat, desto unmittelbarer und damit einfacher wird die Ernährung des Korpers bewerkstelligt, während bei einer mächtigeren Entwickelung der Leibeswand Complicirungen eintreten. Wir sehen nämlich in diesem Falle ein vom Grunde der verdauenden Cavität ausgehendes Hohlraumsystem durch den Körper verbreitet, durch welches die im Magen gebildete Chymusflüssigkeit zu den entferntesten Korpertheilen geführt wird. Während der oben genannte Zustand die einfachere Form der Vertheilung der ernährenden Flüssigkeit im Organismus vorstellt, und die ernährende Flüssigkeit nur der mit Wasser gemischte Speisebrei ist, erhebt sich die Einrichtung auf eine höhere Stufe durch das Auftreten eines die Wand, der verdauenden Cavität von der Korperwand trennenden Hohlraumes. In dieser engeren oder ausgedehnteren Leibeshöhle sammelt sich die, durch Magen- und Darmwand übergehende Flüssigkeit, die, von Chymus wesentlich geschieden, als Blut bezeichnet werden kann. Diese Flüssigkeit dient jedoch in den weiteren Abtheilungen noch nicht ausschliesslich der Ernährung; sie wird ebenso bei der Locomotion thätig, indem sie durch das ihr beigemischte Wasser nach dem Willen des Thieres den Körper oder einzelne Theile desselben zu schwellen vermag. Die Bewegung dieses Fluidums im allgemeinen Leibeshohlraume wird anfänglich durch die Bewegungen des Körpers vermittelt. Contractionen und Expansionen der Korperwand unterwerfen die vom Hautmuskelschlauch umschlossene Blutmenge einem beständigen Ortswechsel, der als die niederste Form eines Blutumlaufs betrachtet werden kann. Niedere Würmer bieten hiefür zahlreiche Repräsentanten. Die Blutbahn hat hier weder selbständige Wandungen, noch besitzt sie besondere den Umlauf regulirende Vorrichtungen. Gesonderte Wände der Blutbahn, die dadurch zu einem »Gefässsystem« sich ausbildet, stellen einen weiteren Vervollkommnungsgrad vor. Entweder wird der gesammte Raum der

Leibeshöhle vom Blutgefässsysteme eingenommen, und es fehlt dann ein ausserhalb der Gefässe liegender Hohlraum im Leibe, oder es ist neben den Blutgefässen noch eine gesonderte Leibeshöhle vorhanden. Beide Fälle treffen sich bei Würmern. Es ist dann ausser der in den Gefässen eingeschlossenen Blutflüssigkeit noch eine zweite Flüssigkeit im Körper vorhanden, die zur Ernährung vielleicht nur in indirecter Beziehung steht.

Einzelne Abschnitte des die Blutbahn vorstellenden Hohlraumsystems bilden sich durch Entwickelung von Musculatur in ihren Wänden zu contractilen Gefässen aus. Wenn diese durch rhythmische Thätigkeit das regelmässige Zu- und Abströmen des Blutes bewerkstelligen, entsteht damit der erste circulatorische Apparat. Die Richtung des Blutstroms ist damit noch keine constante, und derselbe kann bald nach der einen, bald nach der andern Seite getrieben werden. Die durch besondere Contractilität ausgezeichneten Abschnitte des Gefässsystems sind bald in ausgedehnterem Maasse vorhanden, bald auf kürzere Stellen beschränkt. Sie erscheinen als die Anfänge einer Herzbildung. Das Herz ist somit ein aus der Blutgefässbahn differenzirtes Organ, welches in der einfachsten Form einen an zwei Enden offenen Schlauch vorstellt. In diesem Falle kann der Blutstrom zu jeder der beiden Oeffnungen seinen Ausweg finden. Erst mit dem Auftreten von Klappen an den Ostien des Herzschlauchs bildet sich eine Beständigkeit in der Richtung aus, und damit complicirt sich auch der Bau des Herzens, der durch Theilung des Binnenraums in einzelne Abschnitte (Kammern und Vorkammern) sich weiter vermannichfacht. Solche contractile Bildungen erscheinen häufig als die einzigen differenzirten Theile des vom Leibeshohlraume vorgestellten Blutgefässsystemes. Das Blut gelangt dann aus dem Herzen entweder sofort in lacunenartige, zwischen den verschiedenen Organen befindliche Abschnitte der allgemeinen Leibeshöhle, und von diesen wieder zum Herzen (niedere Mollusken und Arthropoden), oder es sind von dem Herzen ausgehende bestimmte Gefässe vorhanden, welche bald an Stelle der Hohlräume den Körper durchziehen, bald nur theilweise die lacunäre Bahn ersetzen, indem sie nicht bis zum Herzen zurück in Gefässe sich fortsetzen, sondern unmittelbar in Lacunenbildungen übergehen. Der letztere Fall zeigt den Leibeshohlraum noch als einen Abschnitt der Blutbahn, die nur theilweise durch wahre Gefässe vorgestellt wird (Mollusken). Besteht die gesammte Blutbahn aus einem gegen die Leibeshöhle geschlossenen Canalsysteme, so dass nirgends weitere nur von der Körperwand oder den Organen begrenzte Räume vom Blute durchzogen werden, so gliedert sich dieses Gefässsystem in drei Abschnitte. Der vom Herzen ausführende, das Blut im Körper vertheilende Abschnitt wird als der arterielle bezeichnet, die Gefässe heissen Arterien. Der das Blut zum centralen Bewegungsapparate zurückleitende wird durch die Venen vorgestellt, und der zwischen den zu- und ableitenden Gefässen liegende Bahnabschnitt wird durch ein anastomosirendes Maschenwerk feinster Canälchen (Capillaren) gebildet. Sehr häufig wird dieser intermediäre Abschnitt durch ein Lacunensystem ersetzt, wobei dann auch die venösen Bahnen zum grossen Theil der besonderen Wandungen entbehren.

Die Anordnung des Gefässsystems wird durch das Auftreten von Athmungsorganen beeinflusst. Das Herz empfangt dann entweder das Blut aus diesen, um es im Körper zu vertheilen, oder es führt es den Athemorganen zu. Die Bedeutung des Herzens ist demzufolge eine verschiedene, es wird in dem einen Falle arterielles Blut (z. B. bei Crustaceen und Mollusken), in dem andern venöses Blut (bei Fischen) zu leiten haben. Wenn das Herz die Blutflüssigkeit aus den Athemorganen empfängt, und sie als arterielles Blut im Körper vertheilt, so verliert das letztere auf seinem Umlaufe in Lacunen oder in Capillargefässen seine arteriellen Eigenschaften, und tritt als venöses in die zu den Athemorganen führenden Bahnen, wobei seine Bewegung durch den nachdrängenden, vom Herzdruck abhängigen Strom, sowie andererseits durch die einsaugende Thätigkeit des Herzens geleitet wird. Mit dieser Einrichtung combinirt sich eine neue, in welcher das Herz nicht mehr ausschliesslicher Bewegungsapparat ist, indem ein Theil seiner Function auf die zu den Athemorganen führenden Blutgefässe übergeht, und einen Abschnitt derselben als pulsirendes Organ (Kiemenherz) erscheinen lässt. Eine in der Wirkung ähnliche Einrichtung wird durch die bereits erwähnte am Herzen selbst vorkommende Theilung seines Hohlraumes erzielt, wodurch es befähigt wird, sowohl das aus dem Körper, wie das aus den Athemorganen rückkehrende Blut aufzunehmen und dasselbe sowohl an die Athemorgane, wie in dem übrigen Körper zu vertheilen. Bei einer unvollkommenen Scheidung der Herzhöhlen tritt eine Mischung der beiden Blutarten im Herzen ein, so dass weder der Körper vollkommen arterielles noch die Athemorgane rein venöses Blut empfangen. Dieser unvollkommene Abschluss bildet sich allmählich zu einer vollständigen Trennung der beiden Blutarten aus, so dass das zum Herzen zurückgekehrte Körpervenenblut nur zu den Athemorganen gelangt, indess das aus letzteren zum Herzen gelangende arterielle Blut durch die Arterienbahn im Körper vertheilt wird.

Das Verhalten der ernährenden Flüssigkeit ist vielfachen Verschiedenheiten unterworfen. Bei niederen Thieren, wo die Bluträume des Körpers nach aussen hin communiciren, wird ihr Wasser beigemischt. Im Allgemeinen besteht sie aus einem stickstoffhaltige Substanzen und Salze in Lösung haltenden Fluidum, welches ausserdem noch geformte Bestandtheile enthält. Bei Würmern sind letztere vermisst worden. Sonst erscheinen sie als Zellen, die bei allen Wirbellosen noch indifferent sind, daher an ihnen Bewegungserscheinungen leicht zu beobachten.

Bei den Wirbelthieren zeigt nur ein Theil der Formelemente der ernährenden Flüssigkeit diesen Zustand, die aus der Lymphbahn ins Blutgefässsystem eingeführten Lymphzellen, die man als weisse Blutkörperchen den mit einer festeren Rindenschicht in bestimmte ovale oder scheibenförmige Formen übergegangenen gefärbten Blutzellen gegenüberstellt.

§ 30.

Der durch den Stoffwechsel geforderte beständige Verbrauch von gasförmigen in der ernährenden Flüssigkeit enthaltenen Stoffen, nämlich des Sauerstoffes, an dessen Stelle eine für den thierischen Organismus unbrauchbare Gasart, die Kohlensäure, tritt, erfordert zur Erhaltung des Lebens eine fortgesetzte Aufnahme des ersteren und Abgabe der letzteren, so dass also ein beständiger Austausch von Gasen zwischen dem Körper und dem ihn umgebenden Medium nothwendig wird. In diesem Austausch besteht das Wesen des Athmungsprocesses. Bei diesem nimmt das Thier den ihm nöthigen Sauerstoff aus der atmosphärischen Luft. Auch die im Wasser athmenden Thiere verbrauchen nur die in jenem Medium vertheilte atmosphärische Luft.

Vor der Bildung von besonderem Athmungsorganen wird der Gasaustausch durch die Oberfläche des Körpers vollzogen und bei vielen niederen im Wasser lebenden Thieren findet diese Athmungsweise statt. Theils durch die Ortsbewegung des Körpers, theils durch besondere Organe, wie z. B. die Wimperhaare, wird ein Wechsel des umgebenden Mediums bewerkstelligt, und immer neue Massen desselben mit der athmenden Fläche in Contact gebracht. Auch die Einfuhr von Wasser in das Innere des Körpers ist bei Beurtheilung der Athmung niederer Thiere nicht zu übersehen, und die Aufnahme von Wasser in die verdauende Cavität und die damit in Zusammenhang stehenden im Körper verbreiteten Hohlräume ist die erste Andeutung einer sich sehr complicirenden Erscheinung. Die Bespülung des Darmcanals mit Wasser ist bei Würmern und Mollusken, ja auch noch bei Gliederthieren ein Factor der Athmung, und ebenso ist die bereits im vorigen § erwähnte Zumischung von Wasser zum Blute von grosser Wichtigkeit. Durch sie wird der Athmungsprocess im allgemeinen in mehr unmittelbarer Form besorgt, indem die umspülten Organe und Gewebe direct den Gasaustausch zu vollziehen vermögen. Diese mannichfaltigen, die Athmung in's Innere des Körpers verlegenden Einrichtungen schliessen jedoch keineswegs das Auftreten besonderer Athemorgane aus, zeigen sich vielmehr mit solchen vielfach in combinirter Thätigkeit.

Je nach den den Thieren zur Athmung angewiesenen Medien, sind die Organe dieser Function zweifach verschieden. Man hat die ersteren hinsichtlich der formellen Verhältnisse zu unterscheiden, in zur Athmung im Wasser bestimmte Organe, wie in solche, deren Einrichtung auf Athmung in der Luft abzielt. Die ersteren können wieder in mehrere Abtheilungen gebracht werden.

1) Organe, die durch Vergrösserung der Körperoberfläche gebildet werden, indem dieselbe nach aussen hin Fortsätze bildet, die in ihrem Innern Blut führen, indess sie aussen vom zu respirirenden Medium umspült werden. Man bezeichnet diese als Kiemen. Echinodermen, Würmer, Crustaceen, Mollusken und niedre Wirbelthiere sind damit versehen.

2) Organe, die canalartig und häufig verästelt im Innern des Körpers sich verbreiten, und von aussen her Wasser aufzunehmen im Stande sind. Sie werden als Wassergefässe bezeichnet, und finden sich bei Würmern und Echinodermen, bei letzteren vielleicht aus einem Abschnitte der Kreislauforgane hervorgegangen.

Die zur Luftathmung dienenden Organe stellen sich gleichfalls in zweifacher Form vor.

1) Nach Art der Wassergefässe sich im Körper vertheilende, meist bis in's Feinste ramificirte Röhren bilden ein im verschiedenen Maasse complicirtes System, welches an besonderen Oeffnungen (Stigmen) mit Luft gefüllt wird. Diese Luftgefässe werden Tracheen benannt. Sie zeichnen die Gliederthiere mit Ausschluss der Krebse aus.

2) Eine andere Form von Organen der Luftathmung wird durch einfachere oder ramificirte Säcke dargestellt, welche, entweder mittelbar oder unmittelbar nach aussen geöffnet, Luft aufzunehmen im Stande sind. An

der Wandung dieser als Lungen bezeichneten Hohlräume breitet sich ein respiratorisches Gefässnetz aus. Sie finden sich bei Mollusken und höheren Wirbelthieren.

Die Beziehungen dieser verschiedenen Einrichtungen zum Athemprocesse sind sehr verschieden. In sehr vielen Fällen sind die Athemorgane keineswegs ausschliesslich jener einen Function gewidmet, sondern sie besorgen noch mancherlei andere Leistungen. Vielfach stehen sie mit der Locomotion in physiologischem Connexe, oder sie sind sogar auch morphologisch dahin modificirt. Tracheen und Lungen können als aerostatische Apparate in Verwendung kommen. Die Wassergefässe sind in vielen Fällen mit excretorischen Leistungen in Verbindung gesetzt, und häufig erscheint die letztere als die vorwiegende, so dass die Organe ganz ausser Beziehung zur Athmung treten.

Kiemen und Lungen einerseits, sowie Wassergefässe und Tracheen andererseits, stehen zu einander hinsichtlich der Localisirung des Athmungsprocesses in einem Gegensatze. In allen vier Organen ist die Vergrösserung der mit dem respiratorischen Medium in Contact kommenden Oberfläche deutlich wahrnehmbares Princip. Bei den Einen wird es durch die Bildung in den Körper sich erstreckender Hohlräume erreicht (Wassergefässe, Tracheen, Lungen), bei den andern durch Fortsatzbildung der Körperoberfläche, mögen solche unmittelbar aussen oder mittelbar, d. h. in besonderen, oftmals von Faltenbildungen des Integumentes dargestellten Cavitäten gelagert sein. Kiemen und Lungen nehmen aber immer beschränktere Stellen des Körpers ein, so dass das dem Athemprocess zu unterstellende Blut sie aufsuchen muss, und damit für die Circulation besondere Einrichtungen erfordert. Wassergefässe und Tracheen dagegen vertheilen das zu respirirende Medium selbst im Körper, und indem namentlich die Tracheen sich bis zu den Gewebselementen verbreiten, vermitteln sie den Respirationsprocess unmittelbar. Desshalb muss das Blut bei den mit Tracheen oder Wassergefässen versehenen Thieren als Träger des Sauerstoffs eine weniger wichtige Rolle spielen, als bei jenen, deren Athmung auf Kiemen oder Lungen localisirt ist. Diese Gesichtspuncte sind von Wichtigkeit für die Beurtheilung der Anordnung der circulatorischen Apparate.

§ 31.

Wie in dem Athemorganen die gasförmigen Auswurfstoffe aus dem Organismus abgeschieden werden, so bestehen auch Einrichtungen zur Abscheidung der festen oder tropfbar flüssigen Stoffe, die für den Organismus unbrauchbar geworden sind. Bei den noch keine Differenzirung eingegangenen Organismen wird die Körperoberfläche die Function jener Abscheidung verrichten. In differenzirten Organismen sind es besondere Organe, die man als Drüsen bezeichnet. Von diesen im Allgemeinen als Secretionsorgane fungirenden Einrichtungen gehören nur jene speciell hieher, welche die Abscheidung der Auswurfsstoffe besorgen, und die man als Excretionsorgane von denjenigen Drüsen unterscheidet, welche für den Organismus verwendbare Stoffe absondern, und entweder selbständig oder mit bestimmten Organsystemen vereinigt sind, und dann als Differenzirungen der letzteren sich darstellen. Für die meisten Drüsenapparate ist die physiologische Bedeutung gar nicht oder nur vermuthungsweise erkannt, so dass es nicht möglich ist, die theoretische Sonderung der Drüsen in einfache Secretionsorgane und in Excretionsorgane in der Anwendung durchzuführen. Für viele ist zudem das abgesonderte Product complicirter Natur, indem es zum Theil aus dem Organismus brauchbaren, zum Theil aus Auswurfsstof-

fen sich zusammensetzt. Die letzten sind vorzugsweise stickstoffreiche Verbindungen, die Absonderung kommt entweder in flüssiger oder in fester Form zu Stande; im letzteren Falle bilden sich Concretionen, die zuweilen nicht einmal nach aussen entleert werden, sondern durch ihren aus der gelösten, flüssigen, in die feste Form übergegangenen Zustand aus dem Stoffwechsel entfernt, im Organismus deponirt bleiben.

Wo wir Excretionsorgane zuerst auftreten sehen, ist ihre Function noch keineswegs abgeschlossen; sie vereinigen vielmehr eine Anzahl anderer Verrichtungen in sich, unter denen die Einführung von Wasser in's Innere des Körpers und auch wieder die Ausführung von Wasser, obenan stehen. Diese Beziehung ist sogar häufig so ausgeprägt, dass man (z. B. bei Würmern) die excretorische Bedeutung des Organes dabei übersehen konnte, und das Gebilde einem Wassergefässsysteme zuschrieb. In vielen Fällen ist in der That eine Entscheidung, welche Art von Organ vorliegt, unmöglich. Besonders bei solchen Organen herrscht grosse Unsicherheit, wo in dem einen Falle es zu Bildung von deutlich nachweisbaren Auswurfsstoffen kommt, während in dem anderen Falle an dem gleichen Organe nichts auf eine Abscheidung Hinweisendes sich erkennen lässt. Es liegt nahe, für die letzteren Organe anzunehmen, dass die Abscheidung in flüssigem Zustande erfolge, das kann aber nur als Annahme Geltung haben.

Diese Verbindung mehrerer Functionen in einem und demselben Organe bleibt für die excretorischen Apparate nur in den unteren Abtheilungen des Thierreichs bestehen. Bei den Wirbelthieren erscheinen sie in bestimmteren Beziehungen, und werden hier als harnabsondernde Organe oder Nieren benannt. Nach diesen werden auch die Excretionsorgane der Wirbellosen als »Nieren« bezeichnet, obgleich nur von einzelnen das Secret als ein in der chemischen Zusammensetzung dem Harn der Wirbelthiere ähnliches nachgewiesen werden konnte.

Drusenbildungen im Allgemeinen sind, wie schon oben erwähnt wurde, mit verschiedenen Organsystemen in Verbindung und erscheinen als secundäre Differenzirungen, bald des Integuments, bald des Tractus intestinalis, oder der Athem- und Geschlechtsorgane. Darnach ist ihre Bedeutung verschieden, und ebenso verschiedenartig ist ihr Secretionsproduct.

§ 32.

Die bisher abgehandelten Organe trugen in ihren unmittelbaren Leistungen nur Beziehungen zum Individuum; sie bestimmten sein Verhältniss zur Aussenwelt, sie besorgten die Erhaltung seiner Existenz. Eine andere Gruppe von Organen ist auf die Erhaltung der Art gerichtet, indem sie die Fortsetzung des Individuums bedingt. Man bezeichnet diese als Organe der Fortpflanzung oder Geschlechtsorgane, mit letzterem Namen jedoch mehr die materiellen Zustände am Ende einer langen Reihe von sehr differenten Erscheinungen in's Auge fassend. Die Erscheinung der Vermehrung des Individuums hängt ursprünglich mit der Ernährung eng zusammen. Indem durch die letztere das Wachsthum des Körpers bedingt wird, und damit eine Volumvergrösserung, wird ein Zustand gesetzt, in welchem der Organismus

das ihm in Ueberschuss zugeführte Ernährungsmaterial zum Hervorbringen eines neuen Individuums verwendet. Die Fortpflanzung ist somit ein Wachsthum über die Gränzen des Individuums. Wie bei den Elementarorganismen dieser selbe Process mit einer Theilung des Körpers der Zelle abschliesst, so ist auch für die niederen Formen der Fortpflanzung die Theilung der Ausgang der Vermehrung. Je nach der Quantität des von einem bestehenden Organismus zur Bildung eines neuen verwendeten Materiales entstehen wieder verschiedene mehr oder minder von der Theilung sich entfernende Vermehrungsweisen, welche durch den Grad, in welchem der zeugende Organismus sich an der Production des neuen betheiligt, sowie durch die Art und Dauer der Verbindung des neuen Organismus mit dem alten wiederum vielfache Verschiedenheiten zeigt.

Alle diese in den unteren Abtheilungen der Wirbellosen sehr verbreitet vorkommenden und mit der Bezeichnung Sprossung oder Knospung, auch Keimbildung belegten Vermehrungserscheinungen sind nur dem geringsten Theile nach Gegenstand der vergleichenden Anatomie, da ihnen nur in seltenen Fällen besondere Organe dienen (vgl. die Anmerkung), oder, wenn diese vorkommen, doch keine engeren Beziehungen zu der geschlechtlichen Differenzirung besitzen. Obwohl die geschlechtliche Fortpfanznng in einem Gegensatz zur ungeschlechtlichen zu stehen scheint, so ergibt sie sich doch nur als eine weitere Ausbildung der ungeschlechtlichen. Sie beruht in der Erzeugung von Keimen, die aus Elementartheilen (Zellen) des Organismus dargestellt werden, die aber für sich nicht die Fähigkeit besitzen, sich zu neuen Organismen zu entwickeln, sondern dazu erst durch die Verbindung mit einem andern Formelemente des Organismus angeregt werden. Die Entstehung der Geschlechter beruht also gleichfalls auf einer Differenzirung, das ursprünglich von jedem Theile des Organismus Ausführbare, wird nun von besonderen Theilen des Organismus besorgt. Jene Keime bezeichnet man als Eier, das sie befruchtende Element als Samen, Sperma. Im einfachsten Falle bilden sich die beiden Zeugungsstoffe an besonderen, aber noch nicht durch eigene Vorrichtungen ausgezeichneten Körperstellen, die dann als Geschlechtsorgane fungiren. Wenn man beachtet, dass an diesen Bildungsstätten von Samen und Eiern die Zeugungsstoffe entstehen, um nach aussen entfernt zu werden, so können wir die Localitäten als Drüsen ansehen. Die samenerzeugenden Organe nennt man Hoden, die eierzeugenden Eierstöcke, Ovarien. Einen Schritt weiter gehend, treffen wir diese Keimdrüsen noch mehr differenzirt; während im einfachsten Zustande die Producte jener Organe entweder in die Leibeshöhle des Thieres, oder auch unmittelbar nach aussen gelangten, wobei sie sich blos von ihrer Bildungsstätte abzulösen hatten, so treten allmählich Ausführwege hinzu, die oft in sehr complicirter Weise sich gestalten. Für die samenerzeugenden Organe bilden sich an den Ausführgängen (Samenleiter), Behälter, welche zur Ansammlung des Sperma dienen, es erscheinen Drüsen, welche eine dem Sperma sich beimischende Flüssigkeit absondern, es entstehen Vorrichtungen, welche das Sperma in die anderseitigen Apparate übertragen, Organe der Begattung. Nicht minder verschieden stellen sich die Differenzirungen des eibildenden

Organes vor, der Ausführgang (Eileiter, Oviduct) des Eierstocks ist mit Erweiterungen ausgestattet, in welchem die Eier bald besondere Umhüllungen erhalten, bald sich weiter entwickeln. Man bezeichnet diese Abschnitte der Ausführwege als Uterus, Fruchthälter. Besondere Drüsen entstehen als »Dotterstöcke« aus den Keimdrüsen und liefern bald eine vom Ei verwendete Substanz, bald blosses Hüllmaterial. Anhangsgebilde nehmen den bei der Begattung übertragenen Samen auf, stellen Receptacula seminis vor, und endlich dienen wieder andere Theile zur Aufnahme des Begattungsorganes, oder zur Absetzung oder Aufbewahrung des Eies.

Das Verhalten der eier- und samenbereitenden Organe zu einander zeigt sich sehr verschiedenartig, und muss gleichfalls vom Standpuncte der Differenzirung aus beurtheilt werden. Wir sehen nämlich, dass in den unteren Abtheilungen beiderlei Organe mit einander vereinigt sind, zuweilen sogar derartig, dass zur Production von Samen und Eiern ein und dieselbe Drüse (Zwitterdrüse) thätig ist. Auch die Ausführwege sind vielfach ganz oder theilweise gemeinsam. Bei anderen Zuständen ist die Keimstätte nach beiderlei Producten getrennt, es existiren Hoden und Eierstock als discrete Organe, bei denen nur die ausführenden Apparate auf verschieden langen Strecken vereinigt sind, oder jeder von ihnen besitzt seine besondere Ausmündung. Alle, beiderlei Zeugungsorgane in sich vereinigenden Thiere bezeichnet man als Zwitter, Hermaphroditen. — Eine Trennung tritt nicht nur durch die Scheidung der Organe an sich ein, sondern sie kann auch in functionellem Wege sich machen, wenn nämlich die Organe zeitweise wechselnd fungiren, so dass bald nur die einen, eierbildenden, bald die andern, samenerzeugenden, thätig sind.

Mit einer Vertheilung von beiderlei Organen auf verschiedene Individuen vollendet sich die geschlechtliche Differenzirung. Es sind nunmehr behufs der Fortpflanzung nicht nur zwei differente Zeugungsstoffe, Samen und Eier, nicht blos zwei verschiedene, jene bildenden Apparate erforderlich, sondern es sind zwei Individuen nothwendig, die man als männliche und weibliche unterscheidet.

Wenn der hermaphroditische Zustand als der niedere anzusehen ist, so wird die geschlechtliche Trennung von ihm aus abzuleiten sein. Diese Aenderung erfolgt durch Verkümmerung des einen oder des anderen Apparates, so dass die Zwitterbildung für die Trennung der Geschlechter die Unterlage abgibt. Diese Differenzirung durch einseitige Rückbildung muss für die verschiedenen Ausbildungszustände statuirt werden, so dass sie nicht blos für an sich niederstehende Organe auftritt. Die Entwickelung zeigt nämlich, dass auch an sehr hoch sich ausbildenden Apparaten eine primitive Vereinigung der Geschlechtsorgane existirt, und dass das Individuum auf einem gewissen Entwickelungsstadium hermaphroditische Bildung darstellt. Die geschlechtliche Trennung beeinflusst mit ihrem Vollzuge den gesammten Organismus, indem sie für jedes Geschlecht eine Reihe von Umänderungen hervorruft, die bei ursprünglich der Geschlechtsfunction ferne stehenden Organen sich kund geben. Je nach dem Grade, in welchem solches statt hat, werden der männliche und der weibliche Organismus von einander verschieden auftreten.

Den neue Individuen hervorrufenden Vorgang bezeichnet man mit dem Namen Zeugung. Der Process als solcher bietet nur mittelbar, und auch nur dann, wenn ihm besondere Vorrichtungen der Organisation dienstbar sind, Anknüpfungen für die vergleichend-anatomische Forschung. Das Folgende wird daher nur der allgemeinen Orientirung wegen erwähnt, zumal es keineswegs gleichgültig ist, mit welchen Naturanschauungen man an die vergleichende Anatomie herantritt. Man pflegt für die Zeugung zweierlei Formen zu unterscheiden. Die eine, Generatio primaria (aequivoca s. spontanea), nimmt die Entstehung von Organismen aus ungeformter organischer Materie an. Ehe die Entwickelungsgeschichte auf die Fortpflanzungsverhältnisse niederer Thiere ihr Licht ausstrahlte, statuirte man eine Urzeugung in ausgedehntem Maasse, und liess zahlreiche Geschöpfe, deren Lebenscyclus gegenwärtig uns abgeschlossen vorliegt, durch sie entstehen. Allmählich verkleinerte sich der Kreis der Organismen, welche durch Urzeugung hervorgehen sollten, immer mehr, und endlich beschränkte er sich nur auf die niedersten Formen, bis man auch für solche sie nicht mehr annehmen zu müssen glaubte. Dazu war man sowohl durch die auch für jene niederen Organismen erkannten Fortpflanzungsweisen gekommen, als auch durch Aufklärung des Umstandes, dass anfänglich jeglichen organischen Lebens entbehrende Flüssigkeiten, nach und nach sich mit niederen pflanzlichen oder thierischen Wesen bevölkern, die man bis dahin nur als durch Urzeugung enstanden annahm. Der Nachweis zahlloser in der Luft suspendirter Keime von Organismen, die in günstige Verhältnisse gelangt, sich weiter entwickeln und rasch vermehren, nahm das Dunkel von der Entstehung lebender Wesen in vorher unbelebten Flüssigkeiten. Die Luft war die Trägerin für die Verbreitung jener Organismen; die Lehre von der »Panspermie« trat siegreich der Urzeugungs-Theorie entgegen. In neuerer Zeit in Frankreich wiederholte Versuche haben früher auch in Deutschland angestellte Experimente, nach welchen bei einer gewissen Behandlung des Wassers, sowie bei Verhütung der möglichen Keimzufuhr durch die Luft, keine Organismen entstehen, vollkommen bestätigt. Damit ist aber die Frage nicht erledigt. Es ist nur nachgewiesen, dass unter gewissen Bedingungen organische Wesen nicht entstehen. Das schliesst nicht aus, dass sie unter anderen Bedingungen, die eben nicht gegeben wurden, entstehen können. Auch steht die Panspermie in keinem Gegensatze zur Urzeugung, denn durch die Luft verbreitete Keime von Infusorien, Eier von Räderthierchen etc., lehren nur, dass diese schon relativ bedeutend hoch differenzirten Organismen durch Uebertragung ihrer Keime an Orten auftreten können, wo sie bis dahin nicht waren. Um derartige schon sehr differenzirte Wesen kann es sich bei der Generatio aequivoca überhaupt nicht handeln, sondern vielmehr um die indifferenteren Formen von Organismen, die, wie manche amoebenartige Körper, noch nicht einmal auf der Stufe einer Zelle stehen. Dass solche Wesen unter gewissen Voraussetzungen nicht durch Urzeugung entstehen, ist noch keineswegs erwiesen, wir werden daher richtiger verfahren, die Acten hierüber als noch nicht geschlossen anzusehen, zumal doch einmal, fürs erste Werden, der Annahme einer Generatio primaria die Thüre nicht verschlossen bleiben kann.

Der Generatio primaria steht die Generatio secundaria gegenüber. Sie setzt einen Organismus voraus, indess die erstere nur organische Materie und gewisse Zustände des umgebenden Mediums postulirt. Der Gegensatz zwischen beiden erscheint um so geringer, je einfacher der Organismus gedacht wird. Die Generatio secundaria theilt sich in die ungeschlechtliche und die geschlechtliche, wovon die letztere betreffenden Einrichtungen oben bereits erwähnt sind. Die Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung sind nahe mit einander verwandt, und nur allmähliche Abstufungen des der einfachsten Form, der Theilung, zu Grunde liegenden Verhältnisses, nämlich des Ueberganges, oder der Fortsetzung eines Theiles von Einem Organismus in einen zweiten neuen. Man unterscheidet ausser der Theilung die Knospenbildung und die Keimbildung. Die erstere setzt, wie die Theilung, eine Volumzunahme des

Körpers durch Wachsthum voraus, allein das Wachsthum, wie es hier in Betracht kommt, bedingt keine allseitige Vergrösserung, sondern bezieht sich nur auf eine partielle Erscheinung durch die ein neuer nach und nach sich zu einem Individuum gestaltender Körpertheil entsteht. Je nach der Localität kann man äussere und innere Knospenbildung unterscheiden. Die ersteren sind in der Regel längere Zeit mit dem zeugenden Organismus in Verbindung, und bilden, wenn sie es beständig bleiben, eine Vereinigung von Individuen: Colonien, Thierstöcke (Hydroidpolypen, Corallenstöcke, Ascidienstöcke). Die innere Sprossenbildung ist häufig an bestimmte Organe (Keimstöcke) gebunden, und in diesem Falle von der äusseren sehr verschieden und mit der geschlechtlichen Vermehrung verwandt. Auch die Keimbildung geht von der Theilung aus. Man bezeichnet als Keim das Material zur Anlage eines neuen Individuums, das sich vor einer Differenzirung vom mütterlichen Organismus ablöst. Durch diesen frühzeitig aufgehobenen Zusammenhang mit dem Mutterthiere unterscheidet sich die Keimbildung von der Knospung. Die Verbindung mit der Theilung findet in jenen Fällen statt, wo die Bildung von Keimen das Resultat einer fortgesetzten Theilung ist, welcher der gesammte Körper unterliegt (Protozoen). Man würde diesen Fall der Theilung unterordnen müssen, wenn nicht an seinen Theilungsproducten qualitative Verschiedenheiten vom Mutterthier sich ergäben, welche für die Entwickelung der Keime nicht blos Volumszunahme, sondern auch Differenzirungen nöthig machen. Diese qualitative Verschiedenheit characterisirt den Keim von einem blossen Theilungsproduct. Wie die Knospenbildung geht auch die Keimbildung durch Localisirung in einen höheren Zustand über, und mit der Ausbildung von besonderen Keimstätten bei Beschränkung des Keimes auf den niedersten Formzustand, auf eine vom Eie nur potentia verschiedene Zelle, nähert sie sich der geschlechtlichen Zeugung. Durch die Thatsache, dass auch Eier ohne hinzukommende Einwirkung des männlichen Zeugungsstoffes sich weiter entwickeln können (Parthenogenesis), sind beiderlei Zeugungsformen scheinbar noch näher an einander gerückt. Es ist aber hier in Erwägung zu ziehen, dass der mit der geschlechtlichen Zeugung sich interferirende parthenogenetische Modus als eine Reduction der ersteren angesehen werden kann, und dass die Parthenogenesis in sehr vielen Fällen aus der geschlechtlichen Zeugung sich herausbildete. Damit beschränkt sich die Keimbildung, mögen ihre Producte einfache Zellen oder Zellencomplexe sein, auf jene Fälle, wo der Zusammenhang mit der geschlechtlichen Zeugung sich ausschliesst. Ueber die Fortpflanzungsverhältnisse ist besonders mit Beziehung auf die Zeugungsstoffe von Wichtigkeit der Artikel Zeugung von R. Leuckart in Wagner's Handwörterb. d. Physiologie. Bd. IV. — Die genaueste Präcision der Zeugung und der Zeugungsformen siehe in Häckel's genereller Morphologie II. S. 32.

2. Reduction.

§ 33.

Als eine von der Differenzirung abhängige, weil sie voraussetzende gesetzmässige Erscheinung muss die Rückbildung oder Reduction betrachtet werden. Ihr Resultat ist an sich das Gegentheil des Resultates der Differenzirung. Die letztere liefert Complicationen des Organismus, die Reduction dagegen Vereinfachungen, und lässt damit Organe oder Organismen wieder auf niedere Stufen zurücktreten. In Beziehung auf den Gesammtorganismus und das Verhalten desselben zu anderen, leistet die Reduction ähnliches wie die Differenzirung, indem sie zur Mannichfaltigkeit der Formzustände beiträgt. Sie kann entweder nur einzelne Einrichtungen des

Körpers, oder grössere Organcomplexe, oder endlich den ganzen Körper betreffen, zeigt daher, wie die Differenzirung, sehr verschiedene Grade. Verschieden ist sie wieder, je nachdem sie sich am Individuum, oder an der Art, oder an der Gattung äussert. Dort wird sie als ein Process, hier nur als ein Zustand wahrzunehmen sein, welch letzteren man nur durch Vergleichungsreihen verwandter Formen in die einzelnen Stadien eines Vorganges sich zerlegen kann. Hinsichtlich der ihr unterliegenden Organe sind zweierlei Verhältnisse zu unterscheiden. Das der Rückbildung unterworfene Organ kann ausserhalb der Summe von Einrichtungen stehen, welche dem bezüglichen ausgebildeten Organismus zukommen, und seine Anlage kann darauf abzielen, ihm nur eine vorübergehende provisorische Bedeutung zu gestatten. Solche im Verlaufe der Entwickelung liegende Reductionen können an sich Vereinfachungen hervorbringen, indem aber die gleichzeitig an anderen Theilen stattfindende Differenzirung wieder neue höhere Organe schafft, ist jene Rückbildung kein den Organismus niederhaltendes Moment, vielmehr gibt sie da eine Bedingung ab, für das Umsichgreifen einer anderen Richtung der Differenzirung. Hieher gehören die Rückbildungen der provisorischen Apparate, welche die Attribute gewisser Entwickelungszustände des Individuums (Larvenzustand) sind.

Die andere Art der Rückbildung betrifft Organe, die dem ausgebildeten Organismus oder seiner Anlage angehören. Sowohl das bereits gebildete, in voller Function erscheinende, als das erst angelegte, primär differenzirte Organ kann ihr unterliegen, wodurch der Rückbildungsprocess in verschiedenem Maasse deutlich wird. Wird nur das angelegte Organ betroffen, so liegt der Vorgang zwischen den Differenzirungsprocessen, die den übrigen Organismus betreffen, und kann dadurch schwer erkennbar sein; das letztere ist um so mehr der Fall, je weniger das sich rückbildende Organ different geworden war. Dagegen muss der Process um so praegnanter erscheinen, je mehr die Differenzirung bereits vorgeschritten oder vollendet war. Die Reduction eines Organes steht in nothwendigem Zusammenhang mit den functionellen Verhältnissen, deren Aenderung als das die Rückbildung bedingende Moment gelten muss. Die Aussergebrauchstellung eines Organs bedingt dessen Rückbildung, wobei man sich freilich die erstere ebensowenig als nur vorübergehend, wie die letztere als plötzlich oder doch rasch auftretend vorzustellen hat. Wenn auch durch die Reduction im Ganzen eine Vereinfachung der Organe und damit auch des Organismus hervorgerufen wird, so ist dadurch noch keine den Organismus auf eine tiefere Stufe führende Erscheinung gegeben. Vielmehr kann die Reduction, ähnlich wie sie bei Entfernung der Larvenorgane eine höhere Differenzirung möglich macht, auch für ganze Reihen von einander abstammender Organismen höhere Formen schaffen, indem sie das übrig bleibende sich selbständiger entwickeln lässt. Hier gilt wieder die Reduction als Vorbereitung der Differenzirung. Vorwiegend betrifft sie die Zahlenverhältnisse der Theile, die mit der Verminderung sich individuell vervollkommnen.

Da die Rückbildung als ein allmählich sich äussernder Process erscheint, treten die davon betroffenen Organe uns in verschiedenen Stadien entgegen.

Diese **rudimentären Organe** werden für die vergleichende Anatomie zu bedeutungsvollen Fingerzeigen für den Nachweis verwandtschaftlicher Beziehungen, und lehren zugleich, wie ein Organ auch ohne die ihm ursprünglich zukommende Function, ja sogar häufig ohne eine für die Zwecke des Organismus verständliche Bedeutung sich noch längere Zeit forterhält, ehe es völlig verschwindet.

Die Rückbildung kann jedes Organsystem treffen, und an jedem Bestandtheil eines solchen sich kundgeben. Sie äussert sich ebenso an der Form wie am Volum und der Zahl der Theile, und trifft nicht minder die Texturverhältnisse. Die Bedingungen dazu sind zunächst in Verhältnissen zu suchen, die ändernd auf den Organismus einwirken. Je nach der Summe der von der Rückwirkung betroffenen Organe wird sich dieselbe mehr oder minder am ganzen Organismus äussern.

Die Würdigung der Reduction als ein die Organisation vereinfachendes Moment ist von grosser Wichtigkeit, da uns dadurch ursprünglich höher stehende Bildungen die in der Gestalt niederer Zustände erscheinen, und sich also neben entsprechende niedere stellen, in ihrem wahren Werthe sich erkennen lassen. Solche durch Reduction erniedrigte Zustände werden in der Regel als Anfänge von Einrichtungen betrachtet, am Beginne von Organisationsreihen vorgeführt, während sie in Wirklichkeit ihrem Wesen nach eine höhere Rangordnung einnehmen.

Die bedingenden Factoren der Reduction sind Anpassungen an die verschiedensten Lebensverhältnisse. Einer der wichtigsten, weitverbreitetsten ist der **Parasitismus**. An ihm ist zugleich der Einfluss der geänderten Lebensbedingungen auf den Gesammtorganismus am deutlichsten wahrzunehmen, da die bezüglichen Veränderungen sich hier am Individuum vollziehen, indess sie sonst erst in langen, unserer Beobachtung entrückten Zeiträumen stattfinden. Sobald ein Organismus die Bedingungen seiner Existenz in einem andern gegeben findet, und für sich ausbeutet, wird ein Quantum der vorher von ihm selbst geleisteten Arbeit von dem Wirthe übernommen, und damit erliegen die ausser Function tretenden Organe allmählich der Reduction. Je vollständiger die Arbeit ist, welche der Organismus des Wirthes für den des Gastes verrichtet, desto gründlicher ist die Rückbildung der bezüglichen Organe des letzteren. Da mit dem Parasitismus zugleich eine stabilere Lebensart gegeben ist, die sogar zu einer innigen, jeden activen Ortswechsel ausschliessenden Verbindung führen kann, so sind beim Parasitismus vorzugsweise die zur Aussenwelt bezug habenden Organsysteme der Rückbildung unterworfen. Bewegungsorgane, Nervensysteme mit den Sinneswerkzeugen erleiden Verkümmerung. Wo das Nahrungsmaterial in einer bereits zubereiteten Form dem Parasiten sich darbietet, treffen wir die sonst entwickelten Kauorgane rückgebildet, den Tractus intestinalis vereinfacht. Der letztere kann auch gänzlich verloren gegangen sein, wo der Aufenthalt im Darmcanale, oder sonst im Innern des Körpers des Wirthes eine allseitige Nahrungsaufnahme per endosmosin ermöglicht, wie solches bei den Cestoden sich trifft. Da ein Theil der physiologischen Arbeit für das schmarotzende Thier von einem fremden Organismus geleistet wird, so lässt sich auch der Parasitismus als eine **Arbeitstheilung** ansehen. Die Reduction hat aber ihren Grund in derselben Erscheinung, die, am Individuum sich ausprägend, zur Differenzirung führte. Die Arbeitstheilung bildet auch noch für andere Fälle die Grundlage der Reduction. So ist es der Fall bei der Trennung der Geschlechter auf verschiedene Individuen, und in grösserem Maassstabe bei jener Erscheinung, die man als **Polymorphismus** bezeichnet. In Stöcke vereinigte oder in Colonien zusammenlebende Individuen zeigen je nach der von ihnen für die Erhaltung und Fortpflanzung der Colonie oder des Stockes übernommenen Arbeit

differente Organisationen. Nur die fungirenden Organe sind entwickelt, die andern fehlen oder sind verkümmert, und so tritt das Individuum durch einseitige Ausbildung eines Organes mit Reduction der übrigen in seinem Verhältnisse zur Colonie oder zum Stocke auf die Stufe eines Organes herab, dabei erhebt sich der Stock auf die Stufe eines Individuums höherer Ordnung. Die Stöcke der Hydroidpolypen, der Siphonophoren, die Colonieen von Hymenopteren, z. B. Bienen, Ameisen, Termiten etc., liefern hiefür zahlreiche Beispiele. Daraus geht zugleich das Wechselverhältniss zwischen Differenzirung und Reduction hervor, wie die erstere Theile, Organe des Individuums, zu neuen Individuen ausbildet, so schafft die letztere Individuen zu Organen um. Beide Erscheinungen theilen sich so nach verschiedenen Seiten in die Vermannichfaltigung der Formzustände des Organismus.

Aus der relativ rasch erfolgenden Reduction der Organe beim Parasitismus könnte man Anlass nehmen, die in anderen Fällen nicht direct beobachtete, sondern nur durch Vergleichung erschlossene Reduction, d. h. die Rückbildung aus einem vollkommneren Zustand in Abrede zu stellen, oder doch in Zweifel zu ziehen. Man hat aber in Erwägung zu ziehen, dass die Erscheinung der Reduction im individuellen Falle des Parasitismus als eine zusammengezogene gelten muss, deren einzelne sich hier rasch folgende Stadien in früheren Zuständen des Organismus allmählich, und wohl gleichfalls erst in langen Zeiträumen, erworben werden sind.

3. Correlation.

§ 34.

Die Differenzirung wie die Reduction bedingen in den ihnen zu Grunde liegenden Causalmomenten eine neue Erscheinungsreihe, in welcher wir die Aeusserung eines höchst wichtigen Gesetzes sehen. Wie schon aus dem Begriffe des Lebens als der harmonischen Aeusserung einer Summe gesetzmässig sich bedingender Erscheinungen hervorgeht, kann keine Thätigkeit eines Organes in Wirklichkeit für sich bestehend gedacht werden. Jegliche Art von Verrichtung setzt eine Reihe anderer Verrichtungen voraus, und so muss auch jedes Organ innige Beziehungen zu den übrigen besitzen und von den andern abhängig sein. Dieses zuerst von Cuvier näher begründete, und als Correlation bezeichnete Verhalten bahnt uns den Weg, auf welchem wir zu einer richtigen Auffassung des thierischen Organismus gelangen können. Vor Allem stellt sich hier obenan die Würdigung des Organismus als eines individuellen Ganzen, das ebenso durch seine Theile bedingt ist, wie ein Theil den andern voraussetzt. Die Correlation ist eben darum ein nothwendiger Ausfluss dieser Auffassung.

Sowohl die Einrichtungen im Grossen, als auch die anscheinend untergeordnetern Zustände der Organisation zeigen ihre Wechselbeziehung zu einander, und eine an einem Organsysteme gesetzte Veränderung ruft gleichzeitig an einer grossen Anzahl anderer Apparate Modificationen hervor. Man kann diese Wechselbeziehung oder Correlation in nähere und entferntere theilen, davon die ersteren an einem Organsystem oder den damit functionell zusammenhängenden anderen Organsystemen sich äussern, indess die letzteren an den functionell weiter abstehenden Organen zur Erscheinung kommen. In der Beurtheilung dieser Correlation leiten wesentlich physiologische Principien, es ist daher zu ihrer Erkenntniss die Kenntniss der

Leistungen der einzelnen Organe und ihres Werthes für die Oekonomie des Thierleibes unerlässlich. Ebenso ist von Wichtigkeit die Bekanntschaft mit den äusseren Lebensverhältnissen des Thieres, weil aus dieser sich die ursächlichen Momente ergeben, auf welche ganze Reihen von Beziehungen der Organe sich stützen. Denn es sind Anpassungszustände an äussere Bedingungen, durch welche eine grosse Zahl von Einrichtungen ihre bestimmte Form erhält, oder zu Veränderungen dieser Form veranlasst wird.

Indem so die bestimmenden Momente für die Veränderungen des Organismus ausserhalb des letztern liegen oder doch zum grossen Theile da zu suchen sind, entziehen sie sich unserer Aufgabe.

Die Abhängigkeit der Beurtheilung der Correlationen von physiologischen und allgemein biologischen Verhältnissen beschränkt unsere Erkenntniss derselben in hohem Grade. Zumeist kennen wir diese Beziehungen nur in den oberflächlichsten Umrissen. Besonders hat das für niedere Organismen seine Geltung. In den oberen Abtheilungen des Thierreichs ist etwas mehr Klarheit darüber vorhanden. Für den Organismus der Säugethiere oder der Vögel ist es möglich, eine grosse Anzahl der Wechselbeziehungen nachzuweisen, und die Abhängigkeit des einen Organs vom andern zu verstehen. Nehmen wir den Organismus eines Vogels, so sehen wir, wie vor allem die Art der Bewegung ganze Organsysteme influenzirt. Wir treffen Modificationen des Skeletes, besonders der Extremitäten, und diese sind wieder von Umänderungen der Muskulatur begleitet. Ebenso zeigt das Integument besondere Bildungen, die mit dem Flugvermögen in Zusammenhang stehen. Nicht minder sind die Athemorgane betheiligt, durch ihre Verbindung mit Luftsäcken, und diese haben wieder Beziehungen zum Skelet durch die Pneumalcität der Knochen. Daran schliessen sich die Organe des Kreislaufs, die Vertheilung der Blutgefässe. So zeigen sich die einzelnen Glieder der Organisation zu einer Kette vereinigt, welche die Gesammterscheinung des Organismus repräsentirt. Wir sehen zugleich, wie der Organismus an sich nur dann aus den Einzelorganen verstanden werden kann, wenn diese in ihrem Zusammenhange auch nach dieser Seite erfasst werden.

Von den thierischen Typen.

§ 35.

Im äussern wie im innern Gesammtbaue jedes Thieres erkennen wir eine Anzahl von Einrichtungen, welche es mit einer verschieden grossen Anzahl anderer Thiere gemeinsam hat. Diese Verhältnisse sind theils allgemeiner Natur, betreffen die Lagerungsbeziehungen der wichtigsten Organsysteme oder die Anordnung der letzteren selbst, theils finden sie sich in der speciellen Ausführung des einzelnen Organes gegeben, und gehen da bis zu Uebereinstimmungen der Form-, Volum- und Zahlenverhältnisse herab. Der ordnende Geist des Menschen hat für diese Beziehungen der Organismen zu einander bestimmte Begriffe geschaffen, indem er die Summe aller sich gleichverhaltenden Individuen als Art bezeichnet, die durch eine Anzahl von Einrichtungen sich einander ähnlich erscheinenden Arten zur Gattung vereinigte und endlich diese wieder in grössere Abtheilungen, zu Familien, Ordnungen und Classen verband. Daraus entstand das zoologische System,

welches, auf Erkennung und Verbindung des Uebereinstimmenden, Unterscheidung des Getrennten beruhend, sich als der Ausdruck der Gesammterkenntniss des Thierreiches ergibt. So lässt sich das gesammte Thierreich in eine Anzahl von grösseren Abtheilungen bringen, deren jede durch eine Summe von Eigenthümlichkeiten von der anderen verschieden ist. Der daraus resultirende Charakter zeigt sich durch alle Unterabtheilungen und lässt sich selbst bei grossen Verschiedenheiten des Einzelnen noch erkennen. Dieses hat man als »Typus« bezeichnet. Typus bedeutet also eine Summe am Organismus sich äussernder Charaktere, die innerhalb einer grössern Abtheilung des Thierreiches herrschend sind, indem sie sowohl im Laufe der Entwickelung als im ausgebildeten Zustande sich aussprechen. Danach sind solche grössere Abtheilungen, die von anderen durch gewisse Grundzüge der Organisation verschieden sind, selbst als »Typen« bezeichnet worden.

Bei jedem Typus bemerken wir an den ihn zusammensetzenden Abtheilungen eine Variation der Einrichtungen auf die mannichfaltigste Weise, so sehr, dass nicht selten gerade das für den Typus Charakteristische in einzelnen Formen verloren zu gehen scheint. Dann ist es immer der individuelle Entwickelungsmodus, der uns die Verbindung der betreffenden Organismenform mit dem Typus erkennen lässt.

Wenn wir wissen, dass die Uebereinstimmung der Organisation in verschiedenen Individuen daraus sich erklärt, dass die letzteren eine gemeinsame Abstammung besitzen, dass also jene Uebereinstimmungen auf einer Vererbung beruhen, so werden wir entferntere Aehnlichkeiten auch auf Rechnung einer entfernteren Verwandtschaft setzen müssen. Die einer Art (Species) angehörigen Individuen betrachten wir somit als näher unter einander verwandt, als die Repräsentanten verschiedener Arten, und innerhalb der Art werden wieder die durch einzelne Besonderheiten ausgezeichneten Individuen, die man als Unterart (Subspecies) zu vereinigen pflegt, gleichfalls von gemeinsamen Eltern abzuleiten sein.

Diese innerhalb kleinerer Kreise sich kundgebende Erscheinung, dass die Eigenthümlichkeiten der Organisation sich durch Vererbung auf andere Individuen fortsetzen, in dieser Weise anzuerkennen, trägt Niemand Bedenken. Zum grossen Theile unterzieht sie sich sogar der directen Beobachtung dadurch, dass sie uns die Nachkommenschaft den Eltern ähnlich zeigt. Indem wir diese Auffassung der Verwandtschaft auch auf weitere Kreise übertragen, das Gemeinsame der Organisation als die Folge der gemeinsamen Abstammung beurtheilend, stehen wir auf dem Standpuncte der Descendenztheorie. Die Divergenz der Organisation ist hienach ein durch Anpassung an mannichfaltige äussere Lebensbedingungen erworbener Zustand, der durch die Veränderlichkeit des Charakters der Art möglich wird.

Innerhalb eines Typus hat sich eine thierische Organisationsform nach den verschiedensten Richtungen hin entfaltet, die allmählich vom Einfachen zum Complicirteren, vom Niederen zum Höheren hinleiteten. Fortgesetzte Differenzirung liess allmählich die Kategorien hervorgehen, die wir als Arten, Gattungen, Familien, Ordnungen, Classen unterscheiden. Wenn die Verschiedenheiten der Classen, Ordnungen etc. von einander so bedeutend sind,

dass sie gänzlich unvermittelt sich darstellen, so haben wir hiebei in Erwägung zu ziehen, dass in den lebenden Formen uns nur die letzten Ausläufer grossartig verzweigter Entwickelungsreihen von Organismen vorliegen, die in früheren Zeiträumen lebten und allmählich untergegangen sind. Zum Theil, wenn auch zum allergeringsten, bezeugen diess die palaeontologischen Urkunden. In ihnen erblicken wir die in den Erdschichten erhaltenen Reste untergegangener Wesen, welche die Vorläufer, theilweise auch die Stammeltern der später lebenden Organismen waren. Da die lebenden nur einen kleinen Bruchtheil der gesammten Organismenwelt bilden, die im Laufe der geologischen Entwickelungsperioden existirte, so können wir nicht erwarten, dass weit zurückliegende Verbindungen überall gleich deutlich hervortreten, dass überall die Uebergänge nachweisbar und der genealogische Zusammenhang klar und über allen Zweifel sich erkennen lasse. Wie wir oben dargethan, bilden diese Nachweise den nicht unwichtigsten Theil der vergleichend-anatomischen Aufgabe.

Nach dieser Auffassung haben wir uns als Typus eine von einer Urform ausgehende Entwickelungsreihe von Organismen vorzustellen, die während der geologischen Entwickelung sich in viele Aeste und Zweige differenzirte, von denen die meisten während verschiedener Perioden zu Grunde gingen, während einzelne, wenn auch grösstentheils verändert, bis heute sich lebend erhielten. Das in diesen vielfachen Differenzirungszuständen sich forterhaltende, von der Stammform her sich mit Modificationen vererbende Gemeinsame bildet das Typische der Organisation. Jeder Typus begreift somit eine Summe durch genealogische Beziehungen d. h. durch Abstammung unter einander verwandter Organismen, er bildet einen Thierstamm (Phylum, HÄCKEL).

Das Wort Typus wird häufig in allgemeinerer Weise gebraucht, indem man damit das Charakteristische auch irgend einer engeren Abtheilung bezeichnet. Man spricht so von einem Typus der Classe oder Familie, vom einem Gattungs- und Art-Typus. Es ist das nicht ungerechtfertigt, wenn man damit vererbte Eigenthümlichkeiten kennzeichnen will, von denen ein bestimmtes Maass jener Abtheilung ebenso zukommt, wie dem ganzen Stamme. Tadelnswerth bleibt aber die Bezeichnung ganz willkürlich aufgestellter, durch nichts begründeter Kategorien als Typen, wie solches von Manchen für ganz untergeordnete und veränderliche Verhältnisse geschieht.

Durch die Aufstellung verschiedener Typen gab man zuerst der Vorstellung von einer divergenten Entwickelung des Thierreiches Ausdruck, und begegnete damit einer gleichmässigen Aneinanderreihung der Organismen. »Jeder Typus kann in höheren und niederen Stufen der Organisation sich offenbaren, denn Typus und Entwickelungsstufe zugleich determiniren erst die einzelnen Formen. Das gibt also Entwickelungsstufen für jeden Typus, die hie und da allerdings ziemliche Reihen bilden, doch nicht in ununterbrochener Folge der Entwickelung und nie durch alle Stufen derselben gleichmässig.« v. BAER, Beitr. z. Kenntn. d. nied. Thiere. N. A. L. C. XIII. S. 740. — Im Lichte der Descendenztheorie haben jene Vorstellungen bedeutend an Klarheit gewonnen und die vorher aus einem immanenten »Bauplane« abgeleiteten Organisationszustände erklären sich natürlicher durch Vererbung und Anpassung.

Bei der Behandlung der vergleichenden Anatomie von dem durch die Descendenztheorie gebotenen genealogischen Gesichtspuncte hat man zu beachten, dass die gesuchten

Verbindungen meist gar nie an den genealogisch unmittelbar verknüpften Objecten erkannt werden können, da wir es fast ausschliesslich mit den Ausläufern von Entwickelungsreihen zu thun haben. Wir leiten z. B. den Circulationsapparat der Insecten von jenem der Krustenthiere ab, und können hiefür Belege beibringen, aber es existirt weder eine Form, die von den Krustenthieren unmittelbar zu den Insecten führt, noch irgend ein Organisationszustand, der als solcher den Uebergang erkennen liesse. Selbst da, wo wir eine Einzeleinrichtung als eine Uebergangsform bezeichnen dürfen, verbieten uns zahlreiche andere, den ganzen Organismus in strengem Sinne in dieser Weise aufzufassen. Wenn wir in den Kreislauforganen von Lepidosiren eine Uebergangseinrichtung von den Fischen zu jenen der Amphibien sehen, und danach ersteres Thier als eine Uebergangsform vom Fisch zum Amphibium bezeichnen mögen, so ist zwar in hohem Grade wahrscheinlich, dass Lepidosiren mit den gegenwärtig lebenden Amphibien gemeinschaftliche Stammeltern besass, aber es ist ebenso sicher, dass jene Amphibien nicht von Lepidosiren abstammen. Diese Unzulänglichkeit der palaeontologischen Erkenntniss, die sich darauf gründet, dass sich uns von den früheren Zuständen der Thierwelt nur einzelne Theile, Hartgebilde des Skeletes, und auch diese oft nur fragmentarisch erhalten haben, und dass ferner doch nur ein minimaler Bruchtheil der Erdoberfläche palaeontologisch erschlossen ist, diese Unzulänglichkeit lässt es uns nicht Wunder nehmen, dass uns die eigentlichen Uebergangsformen, die Stammeltern, deren Nachkommenschaft sich bald vereinzelt erhalten, bald in divergente Gruppen differenzirt hat, unbekannt sind. So wenig wir die Urahnen einer Familie oder die Voreltern eines Volkes unter der Generation der Lebenden suchen, so wenig dürfen wir daran denken, unter der lebenden Thierwelt dieselben Formen in unveränderter Gestalt zu entdecken, die für diese oder jene Abtheilung der Ausgang der Differenzirung gewesen sind. Es ist zwar nicht in Abrede zu stellen, dass sich fast in allen Abtheilungen einzelne Zustände erhalten haben, die wir als »alte Formen« bezeichnen dürfen, weil sie eine Summe von Charakteren in sich vereinigen, die wir sonst auf mehrere Abtheilungen von Thieren vertheilt sehen, aber daraus geht noch nicht hervor, dass jene Formen ganz unverändert geblieben sind. Vielmehr ergibt sich an allen eine Anzahl von Eigenthümlichkeiten, welche die Annahme unveränderter Stammformen verbieten. Wenn wir also durch die Vergleichung verwandte Formen zusammenzureihen, und aus einfacheren complicirtere abzuleiten versuchen, so erkennen wir in den einfacheren niederen nur Aehnlichkeiten mit der Stammform, die an sich hypothetisch bleibt. Sie ist also mehr eine erschlossene als eine unmittelbar gefundene. Aber das Hypothetische erhält festeren Grund durch die Beachtung der Entwickelung. Wir nehmen im Verlaufe der individuellen Entwickelung höherer Organismen Einrichtungen wahr, die, an sich vorübergehend, mit den bleibenden niederer Zustände übereinstimmen. Diese Einrichtungen deuten uns auf Zustände, die der betreffende Organismus einmal bleibend trug, und die sich bei seiner durch Generationsreihen erfolgten Umänderung auf ihn vererbt haben, um, je älter sie sind, in desto früheren Stadien der individuellen Entwickelung vorübergehend aufzutreten. Dadurch erhalten wir eine Vorstellung der Organisation des Thieres in früheren Zuständen, eine Vorstellung, die uns die Urform um so sicherer näher bringt, je gleichartiger und übereinstimmender jene vorübergehenden Einrichtungen in einem grösseren Kreise einer Thierabtheilung sich herausstellen. (Vergl. oben § 7.) Durch die Auffassung dieser Beziehungen, aber nur dadurch, erhält die Entwickelungsgeschichte erst wissenschaftliche Bedeutung. Was isolirt betrachtet nur als unverstandene Merkwürdigkeit erscheint, empfängt hohen Werth durch die Verbindung mit den Einrichtungen anderer Organismen. Die einzelnen Entwickelungsphasen werden uns zu gesetzmässigen Erscheinungen, in denen die auf der langen Bahn unzähliger Generationen allmählich erworbene Organisation als vererbte Einrichtung auftritt, die im individuellen Körper in relativ unendlich kurzer Zeit die einzelnen Stadien sich folgen lässt. Durch Erkennung und Prüfung dieser Verhältnisse

sucht die vergleichende Anatomie Lücken auszufüllen, welche der palaeontologische Stammbaum aufweist, und welche bei der Vergleichung des aus der lebenden Thierwelt entnommenen Materiales sich nothwendig ergeben müssen.

So muss also combinatorische Geistesthätigkeit von da eintreten, wo die sinnliche Wahrnehmung ihr Ende findet. Würden die unendlichen Reihen von Generationen, wie sie sich seit Beginn thierischen Lebens auf der Erdoberfläche folgten, wie sie aus einander hervorgingen und in vielartigen Abzweigungen sich in langsamen Veränderungen umbildeten, würden alle diese divergirenden Reihen von uns überblickt werden können, so schwände zwar manches Räthsel, aber es fehlten auch unserer Wissenschaft die Probleme und mit diesen fehlte die Wissenschaft.

Zum Verständniss der Descendenztheorie ist die berühmte Schrift Darwin's On the origin of species by natural selection. 4th Edition London 1866 von grösster Bedeutung. Deutsche Uebersetzung in dritter Auflage von J. V. Carus, Stuttgart 1867; ferner: Häckel, Generelle Morphologie, besonders Bd. II. Cap. 19 u. 20.

§ 36.

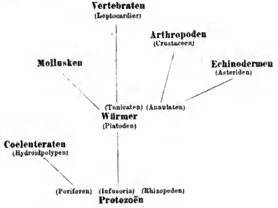
Die Zahl der grossen Abtheilungen des Thierreiches, die man als Typen oder Stämme (auch Kreise) aufzufassen hat, wird nach den verschiedenen Anschauungen der Beurtheiler verschieden angegeben. Je nachdem man mehr die innerhalb der einzelnen Thierstämme sich äussernde Gesammterscheinung oder speciellere Verhältnisse im Auge hatte, ist die Zahl bald eine kleinere bald eine grössere gewesen. Ich halte es für wohl begründbar, folgende sieben Thierstämme zu unterscheiden: 1) Protozoen, 2) Coelenteraten, 3) Würmer, 4) Echinodermen, 5) Arthropoden, 6) Mollusken und 7) Wirbelthiere. In jeder dieser Abtheilungen kommt eine Formenreihe in divergenter Entwickelung zur Entfaltung. In den Beziehungen der Typen ergeben sich mehrere beachtenswerthe Verhältnisse, welche theils die Gesammterscheinung, theils die Gipfelpunkte, theils die Anfänge, nämlich die niedersten Zustände, betreffen.

Bezüglich des ersten Punctes finden wir in den einzelnen der aufgeführten Stämme eine beträchtliche Verschiedenheit, indem die einen eng abgeschlossene scharf umgrenzte Gruppen vorstellen, die eine bedeutende Selbständigkeit offenbaren, indess andere in weit von einander abweichende äusserst divergente Abtheilungen zerfallen. Während im ersteren Falle der phyletische Zusammenhang nicht unschwer erkennbar ist, wird er bei den anderen oft verwischt, undeutlich, sogar problematisch. Der Stamm der Würmer bietet für dieses Beispiele, indess jener der Echinodermen oder der Coelenteraten sich abgeschlossener zeigt.

Das zweite Verhältniss betrifft die Gipfelpuncte des Stammes. Obwohl in jedem Stamme und seinen Verzweigungen eine vom Niederen zum Höheren fortschreitende Differenzirung sich kund gibt, so ist doch der Grad der Organisationsentfaltung ein sehr verschiedener, sowohl in den Zweigen eines und desselben Stammes, als auch in den verschiedenen Stämmen unter sich. Durch die verschiedene Organisationshöhe der Einzelzweige lassen sich diese innerhalb des Stammes in verschiedene Rangordnungen bringen, und ebenso ergibt sich auch für die einzelnen Stämme eine bestimmte Rangordnung, je

nach der Organisationsstufe, in der der Stamm mit einem seiner Zweige culminirt; Dadurch können wir niedere und höhere Typen oder Stämme unterscheiden, und wie wir den der Protozoen als den niedersten ansehen, weil die in ihm zum Vorscheiu kommenden höchsten Differenzirungen niederer stehen, als die höchsten jedes der übrigen Stämme, so betrachten wir jenen der Wirbelthiere als den höchsten, da er mit Organismen abschliesst, welche weit über die Gipfelpuncte der übrigen Stämme sich erheben.

Ein drittes Verhalten bezieht sich auf die Anfänge d. i. die niedersten Zustände der Typen, und dieser Punct bereitet der näheren Prüfung grössere Schwierigkeiten. Einmal existiren in manchen Stämmen mehrere Formen, die man als niederste oder Ausgangsformen betrachten kann, und dann bieten diese eben durch die niedere Organisationsstufe, auf der sie stehen, auch bezüglich der Verwandtschaft indifferentere Verhältnisse. Doch lässt sich aus diesen niederen Formen in den höher organisirten Stämmen so viel mit Bestimmtheit erkennen, dass sie auf gewisse Abtheilungen niederer Stämme bezogen werden können. Somit lässt sich also zwischen den einzelnen Stämmen selbst eine Verbindung erkennen und die Stämme oder Typen sind keine isolirt dastehenden Abtheilungen, deren Anfänge selbständig und unabhängig von einander durch Urzeugung hervorgingen. Durch diese erkennbaren Verknüpfungen muss die starre Auffassung der Stämme, wie sie von der ersten Typenlehre her entstand, bedeutend nachgiebiger werden, indem wir die Beziehungen der Typen zu einander in keiner andern Weise treffen, als die Abtheilungen innerhalb der Typen: in genealogischer Gliederung. Diese Verwandtschaftsverhältnisse dürfen jedoch keineswegs als gleichgradig aufgeführt werden. Die einzelnen Stämme sind weiter von einander entfernt, als die innerhalb derselben befindlichen Abtheilungen unter sich, und auch das Maass der Entfernung ist ein überall verschiedenes, eigenthümlich für jedes einzelne Verhältniss. Das Verhalten der Einzeltypen zu einander lässt sich in folgendem Stammbaume darstellen.



Die Protozoën bilden den Ausgangsstamm. Von ihnen aus lassen sich mittelbare oder unmittelbare Verbindungen zu den übrigen Stämmen auffinden, und ebenso bieten sich von ihnen aus Verbindungen mit dem Pflanzenreiche dar. Sie bilden somit einen Urstamm, den wir mehr zur Darlegung jener Verbindungen aufführen, denn aus Gründen einer Selbständigkeit, die ihm durch die nahen Beziehungen eben zu jenen indifferenten Formen — den Protisten — abgeht. Von diesen Protozoen aus zweigt sich der Stamm der Coelenteraten ab, deren Vorläufer wir in den Schwämmen (Poriferen) erkennen. Durch die Infusorien erhalten wir eine Uebergangsform zum Stamme der Würmer. In diesen finden wir wieder einen Urstamm, da alle noch übrigen Stämme sich von hier aus genealogisch ableiten lassen. Als der eigentliche Kern dieses Stammes können wohl die Plattwürmer gelten, die einmal die meisten Verbindungen mit Protozoen bieten, andrerseits aber auch die Formen, welche als vermittelnde Glieder zu andern Stämmen sich darstellen, aus sich hervorgehen liessen. Diese Verbindungsform der Würmer sind die Annulaten, an welche der Stamm der Echinodermen, sowie jener der Arthropoden sich anschliesst. Bei den ersteren bilden die Asteriden, bei den letzteren die Crustaceen die Anschlussgruppe. — Minder deutlich ist die Verbindung mit dem Stamme der Mollusken herzustellen. Wenn auch schwerlich bezweifelt werden kann, dass auch er von den Würmern entsprungen ist, so sind doch keine directen Verbindungen mehr nachweisbar. Klarer ist die Abstammung der Vertebraten vom Stamme der Würmer, indem die letzteren zugetheilten Tunicaten als eine Stammgruppe sich auffassen lassen.

Somit kann für das gesammte Thierreich eine Verbindung hergestellt werden, wodurch einer monophyletischen Umfassung der Boden bereitet erscheint. Aber letztere muss gegenwärtig als noch nicht fest begründbar gelten, denn die einzelnen Abtheilungen der Protozoen können als ebensowohl selbständig entstandene Stämme gelten, von denen keineswegs sicher bestimmt werden kann, ob sich nur einer oder mehrere in selbständiger Entfaltung zu den Würmern fortgesetzt hat. Wir betrachten demgemäss die Ursprünglichkeit der Protozoenabtheilungen und alles Darangeknüpfte als noch offene Fragen, die zudem für unsere Aufgabe von minderem Belang sind.

Die genauere Umgrenzung der einzelnen Typen wird in den speciellen Capiteln gegeben werden, ebenso die Motivirung der hier nur kurz angeführten verwandtschaftlichen Beziehungen.

Von der Vergleichung der Organe.

§ 37.

Da in jedem Thierstamme eine Reihe von Organisationsverhältnissen zur Erscheinung kommt, die mit der Entwickelung des betreffenden Typus eine bestimmte Richtung einschlagen, aber alle auf eine einfachere Grundform sich zurückbeziehen, von der sie abstammten, so stehen alle Organ-

entfaltungen eines Typus in einem genetischen Zusammenhang. Ein in dem einen Zustande einfacheres Organ zeigt sich ohne Wechsel seiner allgemeinen Beziehungen in einem andern Zustande auf einer höheren Stufe durch Differenzirung umgebildet, hat neue Abschnitte aus sich hervorgehen lassen, neue Organe aus sich differenzirt. Wie bei der individuellen Entwickelung eine unmittelbare Fortsetzung der einzelnen Differenzirungszustände gegeben ist, so zeigt sich auch bei jedem Typus (in verschiedenem Maasse deutlich) eine Fortsetzung der sich differenzirenden Organe von einem Zustande in den andern. Wo die ausgebildete Form durch eine weitere Kluft von anderen Formen getrennt erscheint, da weisen die embryonischen Einrichtungen den Zusammenhang nach und füllen die Lücken. Von der individuellen Entwickelung unterscheidet sich die Entfaltung der zu einem Typus gehörigen Formen dadurch, dass sie nicht in einer einfachen Linie liegt. Von allen Stadien aus bilden sich Abzweigungen, die ihre eigene, das Typische zwar forterbende aber zugleich vielfach modificirende Richtung einschlagen. Dadurch bleibt das Grundverhältniss der Organe unverändert, und aus allen Graden der Modification, sei es durch Differenzirung oder durch Reduction, lässt sich das verwandtschaftliche Verhältniss der gemeinsamen Abstammung erkennen. Bei diesen morphologischen Veränderungen der Organe erleidet auch die Leistung derselben Wandelungen, so dass ein und dasselbe Organ in verschiedenen Formzuständen verschiedenen Verrichtungen dient. Diese letzteren bleiben bei unserer Aufgabe untergeordnet, da wir es nur mit dem morphologischen Verhalten zu thun haben. Demgemäss unterscheidet die vergleichende Anatomie die morphologisch gleichwerthigen Organe als Homologa von den physiologisch gleichbedeutenden Organen oder Analoga. Homologie und Analogie sind daher zwei scharf gesonderte Begriffe, von denen der eine die Beziehung des Organs zu seiner Genese, der andere jene zu seiner Verrichtung zum Objecte hat.

Der Bereich, in welchem Homologieen sich finden, wird durch die Grenze des Typus abgesteckt. Die strenge Vergleichung kann sich nur innerhalb eines Typus bewegen. Darüber hinaus trifft sie meist nur Analogieen, da die Verwandtschaften der Organe differenter Typen nur auf die Aehnlichkeit oder Uebereinstimmung der Function begründet sind. Analogieen sind aber auch innerhalb eines und desselben Typus vorhanden, da, wie mehrfach betont, homologe Organe verschiedene Verrichtungen, folglich auch morphologisch verschiedene Organe die gleiche Verrichtung besitzen können.

Wenn wir Körpertheile von morphologischer Uebereinstimmung als Homologa bezeichnen, so wird in Folge der verschiedenen Art dieser Uebereinstimmung auch der Begriff der Homologie wieder in zwei Hauptabtheilungen gespalten werden müssen. Wir unterscheiden demgemäss:

I. Allgemeine Homologie, wenn ein Organ auf eine Kategorie von Organen bezogen wird, oder wenn ein damit verglichenes Einzelorgan nur als Repräsentant einer solchen Kategorie zu gelten hat. Die Kategorieen werden dann immer aus mehrfach im Körper vorhandenen Organen oder Theilen bestehen. Wenn wir die Körpersegmente eines Gliederthieres, die Wirbel, die Gliedmassen eines Thieres etc. unter einander vergleichen, begründen

wir allgemeine Homologieen. Diese löst sich wieder in Unterabtheilungen auf, nach der Art der Organkategorie, die bei der Vergleichung diente.

1) Homotypie, an Organen, die sich als Gegenstücke zu einander verhalten, z. B. die Organe der beiderseitigen Körperhälften; die rechte Niere ist der linken, das rechte Auge dem linken homotyp u. s. w.

2) Homodynamie (allgemeine Homologie OWENS, z. Th. auch dessen Homologie der Reihe begreifend), zwischen Körpertheilen bestehend, die auf eine allgemeine, durch Wiederholung sich äussernde Formerscheinung des Organismus sich beziehen. Dadurch dass diese Theile, den Typus des Organismus bestimmend, in der Längsaxe desselben angeordnet sind, unterscheidet sich die Homodynamie von der nächstfolgenden Art. Homodyname Theile sind die Metameren, also: die Segmente der Gliederthiere, Wirbelabschnitte (Urwirbel) der Vertebraten etc.

3) Homonomie. Sie bezeichnet das Verhältniss derjenigen Körpertheile zu einander, die an einer Queraxe des Körpers, oder nur an einem Abschnitte der Längsaxe gelagert sind. Die Strahlen der Brust- und Bauchflosse der Fische, die einzelnen Finger und Zehen der höheren Wirbelthiere sind homonome Gebilde.

4) Homonymie. Sie besteht zwischen Organen oder Theilen, die durch Gliederung secundärer Körpertheile entstanden sind, die also nie in der Längsaxe des Körpers liegen. Homonym sind die einzelnen Abschnitte der Gliedmassen etc. Für die vergleichende Anatomie spielt diese Art eine ausnehmend unwichtige Rolle.

II. Specielle Homologie (nach OWEN), Homologie im engeren Sinne. Wir bezeichnen damit das Verhältniss zwischen zwei Organen, die gleiche Abstammung besitzen, somit aus der gleichen Anlage hervorgegangen sind. Die specielle Homologie unterscheidet sich von den vorher aufgezählten Arten der allgemeinen Homologie dadurch, dass ein Organ niemals mit einer Kategorie von Organen, oder wenn mit einem einzelnen, doch nie mit solchem als dem blossen Repräsentanten einer Kategorie verglichen wird. Da die Vergleichung hier genaue Nachweise der verwandtschaftlichen Beziehungen erfordert, so ist sie innerhalb der unteren Stämme, meist nur auf die Organsysteme beschränkt; erst bei den Wirbelthieren vermag sie sich auf engere Verhältnisse zu erstrecken. Wir können so z. B. unter den Würmern oder bei den Mollusken kaum einzelne Abschnitte des Darmrohres mit Sicherheit als homolog bezeichnen, indess wir bei den Wirbelthieren sogar unansehnlichere Gebilde (z. B. die Coecalbildungen, von den Amphibien an) mit Entschiedenheit als homolog erklären können. Am bestimmtesten sind die Homologieen an Skelettheilen nachweisbar, z. B. an den Schädelknochen. Der Nachweis der speciellen Homologieen bildet einen grossen Theil der Hauptaufgabe der vergleichenden Anatomie.

Die specielle Homologie muss wieder in Unterabtheilungen zerfällt werden, je nach dem Zustande der bezüglichen Organe, die entweder in ihrem morphologischen Befunde unverändert, oder in demselben durch Hinzutreten oder Wegfall von Theilen geändert sein können. Ich unterscheide daher

1) Complete Homologie, wenn das bezügliche Organ, wenn auch in Gestalt, Umfang und manchen anderen Beziehungen modificirt, sich in Lage und Verbindung unverändert und vollständig erhalten hat. Diese Homologie findet sich meist innerhalb der engeren Abtheilungen, seltener bei den weiteren Abtheilungen bis zu den Stämmen. Complete Homologie zeigen z. B. die Oberarmknochen von den Amphibien bis zu den Säugethieren, das Herz der Amphibien und Reptilien u. s. w.

2) Incomplete Homologie. Diese besteht darin, dass ein Organ im Verhältniss zu einem andern ihm sonst völlig homologen noch andere, jenem fehlende Theile mit umfasst, oder umgekehrt: dass ein Organ im Verhältniss zu einem andern um einen Bestandtheil vermindert ist. Dabei handelt es sich nicht um Differenzirungen, die aus dem Materiale des Organes selbst hervorgegangen sind. Als Beispiel mag das Herz der Wirbelthiere dienen. Von den Cyclostomen an ist das Organ durch den ganzen Stamm homolog; die Homologie ist aber incomplet, denn bei den Fischen liegt noch ein Theil des Venensinus ausserhalb des Herzens, der in den höheren Abtheilungen ins Herz aufgenommen wird, und z. B. bei den Säugethieren in den rechten Vorhof übergegangen ist. Die Homologie zwischen Fisch- und Säugethierherz ist also incomplet durch Zunahme. In einem andern Falle kann sie durch Abnahme, durch Verminderung unvollständig sein. Der umgekehrte vorige Fall könnte hier ebenfalls als Beispiel dienen, wenn es gestattet wäre, das Fischherz als eine Reduction aufzufassen, die hier zu Grunde liegen muss. Ein Beispiel bietet sich an den Brustflossen der Fische. Das Skelet dieses Organes ist bei den Ganoiden oder Teleostiern durch Reduction in incompleter Homologie mit jenem der Selachier. Hier sind Theile verschwunden, die demselben Organe ursprünglich angehörten, wie im ersterwähnten Beispiele Theile zu einem Organe hinzukamen, die, obwohl anfänglich vorhanden, ihm doch nicht angehörten.

Die Unterscheidung der Homologieen und Analogieen war für die Ausbildung der vergleichenden Anatomie von grosser Wichtigkeit. Sie war erst mit der Unterscheidung der Typen möglich, und hat durch die Vervollkommnung der genetischen Methode, wieder rückwärts wirkend, die Typenlehre fester begründen helfen. Durch die Beurtheilung der Homologieen hat sich die vergleichende Anatomie als Theil der Morphologie von der Physiologie schärfer gesondert, ihre Aufgabe hat sich auf ganz bestimmte Ziele gerichtet, und das leichte Spiel mit oberflächlichen Analogieen ward verdrängt von schwierigeren Nachweisen der Homologie auf den verwickelten Gängen der embryologischen Differenzirung oder der vielfachen Umgestaltungen der Organe in Reihen von Thieren. — Die Unterschiede zwischen Homologie und Analogie lassen sich an Beispielen leicht erweisen. So beruht die Vergleichung der Flügel eines Vogels mit den Flugwerkzeugen von Insecten auf einer blossen Analogie. Beiderlei Organe sind nicht nur ganz verschieden gebaut, sondern auch von ganz verschiedenen Grundeinrichtungen abstammende Gebilde, die nur in ihrer Beziehung zur Bewegung, also in physiologischem Sinne, Gemeinsames besitzen; und wo sonst im Stamm scheinbare Uebereinstimmung besteht, da ist diese aus der gemeinsamen Anpassung, für jeden Theil selbständig hervorgegangen. Von Analogieen innerhalb eines und desselben Typus will ich die Athemorgane der Wirbelthiere aufführen. Die Kiemen der Fische und die Lungen der Säugethiere, oder anderer, sind gleichartig zur Respiration bestimmt. Die Kiemen sind aber

sammt ihrem festen Gerüste Organe, die mit den Lungen keinerlei morphologische Verwandtschaft besitzen. Die einfache Thatsache, dass beiderlei Organe gleichzeitig in einem Individuum vorkommen können, wie bei den Amphibien, zeigt, dass es keine speciellen Homologa sind. Es sind blosse Analoga. Auch die Kiemen der Krebse und die Tracheen der Insecten verhalten sich als Analoga. Die einen sind nicht aus den anderen hervorgegangen, und besitzen somit in allen ihren morphologischen Beziehungen ein ganz differentes Verhalten. Um Analogieen zu finden, genügt die Kenntniss des Baues von Organen, soweit aus ihr die Functionen für den Organismus bestimmbar sind. Diese Kenntniss ist nicht mehr ausreichend zum Auffinden der Homologieen. Es ist dazu die Beziehung des Baues zum Gesammtorganismus und zur Genese des Organs nothwendig. Durch die Veränderungen, welche ein Organ erleidet, kann die specielle Homologie bei blosser Beachtung der Extreme verwischt sein, so dass sie von da aus nicht nachweisbar ist, und die Kenntniss der Zwischenformen erfordert. Dies ist z. B. bei der Clavicula der Fall, die bei den Fischen in ganz anderen Lagerungsverhältnissen sich findet als bei den Säugethieren, wo sie sogar bezüglich der Textur andere Verhältnisse erwirbt.

Wenn man gewiss im Allgemeinen ganz richtig verfährt, indem man die Homologieen innerhalb der typischen Stämme sucht, so ist dabei doch zu beachten, dass bei zwei verschiedenen Stämmen angehörigen Thieren dennoch eine Homologie vorkommen kann, insofern ja die Stämme, wie wir oben sahen, unter einander zusammenhängen. Die höheren Typen sind Abzweigungen von niederen. Im speciellen Theile werden sich viele Beispiele von solcher transversalen Homologie ergeben, z. B. das Excretionsorgan der Würmer und die Urniere der Wirbelthiere, Nervensystem der Ringelwürmer und der Arthropoden etc. Auch in allgemeineren Beziehungen ist eine solche, durch mehrere Typen hindurchgehende Homologie ohne Bedenken erkennbar, z. B. im Darmcanal, dessen Anlage bei Coelenteraten, Würmern, Mollusken, zum Theil sogar bei Arthropoden grosse Uebereinstimmung darbietet, so dass also die Beschränkung auf den Stamm keineswegs allgemeinste Geltung besitzt.

Die Unterscheidungen dieser Beziehungen der Organe zu einander siehe bei Bronn, Morpholog. Studien S. 409. Haeckel, Generelle Morphol. I. S. 314 ff.

SPECIELLER THEIL.

Erster Abschnitt.

Protozoen.

Allgemeine Uebersicht.

§ 38.

Als Protozoen oder Urthiere pflegt man alle jene Organismen aufzufassen, die durch die Einfachheit ihrer Organisation die niederste Stufe thierischer Lebensform beurkunden. Der bei den meisten vorhandene Mangel an differenzirten Organen für die hauptsächlichsten Verrichtungen erscheint als das wesentlichste Merkmal. Aus diesem negativen Charakter geht die Unzulänglichkeit der Abgrenzung dieser Abtheilung hervor, an der etwas gemeinsam »Typisches« weder in dem Verhalten des Körpers zu seinen Formelementen, noch in der Organisation erkannt werden kann. Für manche der ihr beigezählten Gruppen ist in der Organisation durchaus nichts gegeben, was zwänge, sie als Thiere anzusehen. Vielmehr besteht Grund, mehrere Abtheilungen entweder als zwischen Thier- und Pflanzenreich stehende Lebensformen (Reich der Protisten nach Häckel) zu betrachten, oder sie ganz den pflanzlichen Organismen anzureihen. Die oben gegebene morphologische Bestimmung des Begriffes Thier und die daraus abgeleitete Abgrenzung des Thierreiches (vergl. § 10) lässt nur einen kleinen Theil der Protisten den Protozoen zurechnen, und schliesst die übrigen davon aus. Somit würde also nur eine vereinzelte Abtheilung hierher gehören. Indess zeigen sich bei manchen anderen bedeutende, an die thierische Oekonomie sich anschliessende Erscheinungen, ja sogar anatomische Zustände, die fast unmittelbar in höhere Stämme sich fortsetzen, so dass sich Gründe genug ergeben, aus einer Anzahl der den Protisten angehörigen Abtheilungen mit den Infusorien zusammen den Kreis der Protozoen zu bilden, unter dem Vorbehalte jedoch, dass man es hier mit einander genealogisch verbundenen Gruppen keineswegs zu thun hat.

Die Differenzirung des Organismus bietet mehrfache Stufen schon in Beziehung auf Formelemente. Als unterste Abtheilung führen wir die *Rhizopoden* an. Der Körper besteht aus körnchenhaltigem Protoplasma — Sarcode früherer Autoren — welches bald kernhaltige Gebilde einschliesst, bald derselben entbehrt. Durch die Bewegungsthätigkeit des Protoplasma erstrecken sich vom Körper veränderliche Fortsätze nach aussen (Pseudopodien),

in denen Körnchenströmungen wahrzunehmen sind. Die Rhizopoden sondern sich in zwei Abtheilungen.

Bei den *Foraminiferen* bildet diese contractile Sarcodesubstanz den gesammten Körper. Kernartige Gebilde fehlen entweder oder sind vorhanden, ohne dass jedoch dadurch eine Verschiedenheit im Verhalten des Protoplasma bedingt wäre. Ganz gleich verhält sich auch die Sarcode oder das Protoplasma der *Radiolarien*, bei denen weitergehende Differenzirungen auftreten. Einmal ist hier die im Innern des Leibes befindliche »Centralkapsel« anzuführen, dann in dieser liegende oder sie umgebende Bläschen und Zellen. Diese Theile erscheinen unzweifelhaft als Andeutungen eines zusammengesetzten Baues, allein das indifferente Protoplasma besorgt noch wie sonst alle Lebensverrichtungen. So erscheinen die Radiolarien zwar höher als die übrigen Rhizopoden differenzirt, aber gerade in den wesentlichen Verhältnissen der Leibessubstanz (des Protoplasma) treffen sie mit ihnen zusammen. Nehmen wir hiezu noch die in beiden Abtheilungen vorhandene Bildung von festen Stützgebilden, die Schalen der Foraminiferen und die zierlichen Gerüste der Radiolarien, so sind auch diese Einrichtungen nur geeignet, die Vorstellung einer ganz anders gearteten Differenzirung des Rhizopoden-Organismus zu begründen, und zugleich im Verein mit den übrigen Einrichtungen beide Abtheilungen der Rhizopoden als divergirende Organismenreihen anzusehen. Den Radiolarien näher stehend können die *Actinosphaeren* (A. Eichhornii) betrachtet werden.

Als Repräsentanten einer besonderen Abtheilung erscheinen die *Noctiluken*, bei denen im Gegensatze zu den Rhizopoden die Körperform durch eine äussere Schichte abgegrenzt ist.

Sowohl in der äusseren Erscheinung als in der Zusammensetzung des Körpers bietet auch eine dritte Abtheilung, die der *Poriferen* oder Schwämme, zahlreiche eigenthümliche Verhältnisse dar. Der Körper dieser Organismen wird aus Zellen zusammengesetzt, oder enthält doch solche neben einer nicht stets in Zellen geschiedenen Menge von Protoplasma, deren Beziehung zu Zellen durch Kerne angedeutet wird. In vielen Fällen behalten die Zellen alle Eigenschaften des gänzlich indifferenten Zustandes. Dieses Parenchym wird fast immer von einem aus verschiedenen Substanzen bestehenden Gerüste durchzogen und umschliesst Hohlräume, die einen Ernährungsapparat vorstellen und zu den bei den Coelenteraten vorhandenen Einrichtungen hinführen. Diese von Leuckart zuerst erkannte und in einer Vereinigung mit jenen ausgedrückte Beziehung deuten wir dahin, dass wir in den Poriferen eine die Coelenteraten vorbereitende Abtheilung sehen, aus der jene allmählich hervorgingen.

Endlich finden wir in der Abtheilung der *Infusorien* noch weitere Differenzirungen ausgesprochen, von denen vor allem die durch eine äussere Schichte der Körpersubstanz gelieferte Abgrenzung in eine bestimmte im Verhältniss zu der übrigen wenig veränderliche Form hervorzuheben ist. Zwischen den vielfachen Abtheilungen derselben besteht eine Verwandtschaft des Baues, die auf gemeinsame Abstammung schliessen lässt. Obgleich eine Zusammensetzung des Körpers aus Zellen nicht besteht, und dadurch An-

schlüsse an Rhizopoden gegeben erscheinen, ist doch die Sonderung des Körperparenchyms eine höhere, als bei allen übrigen Protozoen.

Das Verhältniss der hier als Protozoea hervorgehobenen Abtheilungen der zwischen Thier- und Pflanzenreich sich stellenden Organismen (Protisten) zu einander ist insofern von den in anderen Stämmen waltenden Beziehungen abweichend, als die einzelnen Abtheilungen zwar unter sich manche Beziehungen besitzen, aber doch nicht von einander ableitbar sind. Sie bilden differenzirtere Zweige, die von noch einfacheren Formen ausgingen. Diese zuerst von HÄCKEL genauer gewürdigten Beziehungen lassen sich in Folgendem darlegen: Als niederste Formen der *Protisten* treffen wir einfache Protoplasmaklümpchen, die, von der Abscheidung einer Cyste abgesehen, jeglicher Differenzirung entbehren, aber sonst alle Lebenserscheinungen des Protoplasma äussern. Diese von HÄCKEL als *Moneren* aufgeführten Organismen entsprechen blossen Cytoden, da es bei ihnen nie zur Bildung eines Kernes kommt. Protogenes, Protomonas, Vampyrella gehören hieher. Eine zweite Abtheilung stellen die *Protoplasten* vor, unter denen man die schon auf der Stufe einer Zelle stehenden Organismen zusammenfasst. Sie trennen sich in nackte Formen (Gymnamöbae) und in mehr oder minder beschaalte (Lepamöbae). Die letzteren hatte man den Rhizopoden zugetheilt. Als eine dritte Gruppe der Protoplasten werden von HÄCKEL die *Gregarinen* angesehen. Sie stellen sich durch die Differenzirung einer festen Cuticularschichte um das Indifferente, nur Körnchen und einen Kern umschliessende Protoplasma höher als die vorigen, mit denen sie in den Jugendzuständen völlig übereinstimmen. Die dritte Abtheilung der Protisten bilden die *Diatomeen*, die zwar durch eine Kieselhülle sämmtlich übereinstimmen, jedoch bald nur aus einer Zelle, bald aus Zellencomplexen bestehen. Viertens gehören hieher die *Flagellaten*, früher den Infusorien beigezählt, und in vielen Fällen mit Jugendzuständen (Schwärmsporen) von wirklich pflanzlichen Organismen (Algen) übereinstimmend. Sie bilden entweder nackte oder mit einem Kieselpanzer versehene Formen, von denen die ersteren einen oder mehrere geisselförmige bewegliche Fortsätze besitzen (Euglena, Volvox etc.), indess die letzteren ausser der Geissel noch einen Wimperkranz aufweisen (Peridinium). Die letzte von mir von den Protozoen ausgeschlossene Protisten-Abtheilung ist die der *Myxomyceten*. Der Leib dieser merkwürdigen Organismen setzt sich aus zahlreichen, anfänglich eine Zeit lang getrennt existirenden amöbenartigen Körpern zusammen, die unter einander verschmelzen. Die Jugendzustände aller dieser Abtheilungen sind, soweit sie bekannt geworden, unter einander übereinstimmend, mit dem Unterschiede, dass sie je nach dem Verhalten des ausgebildeten Zustandes bald Cytoden, bald Zellen vorstellen. Mit Ausnahme der Myxomyceten und einzelner Diatomeen bleibt der Organismus jener von den Protozoen ausgeschlossenen Protisten-Abtheilungen auf der Stufe der einfachen Cytode oder der einfachen Zelle bestehen, indess er bei den übrigen oben mit den Infusorien zur Protozoengruppe verbundenen, ein wenn auch nur zunächst durch Wiederholung derselben Formelemente complicirter ist. Die Myxomyceten, die, durch Verschmelzung von Cytoden entstanden, sich damit einem mehrzelligen Organismus analog verhalten, geben uns eine Handhabe zum Angriffe der Beurtheilung des Baues jener Protozoen, deren Körper durch den Mangel von Kernen nicht von Zellen abgeleitet werden kann. Die Hypothese wird nämlich zulässig, dass bei diesen ein Cytodencomplex besteht, d. h. dass sie Organismen vorstellen, die aus einem Multiplum von Cytoden zusammengesetzt sind, gleichwie andere, durch zahlreiche Kerne im Protoplasma, sich als einem Multiplum von Zellen entsprechend beurtheilen lassen. Diese Auffassung lässt sich auf viele Rhizopoden anwenden, auch auf die einzelne Zellen oder Zellgruppen führenden Radiolarien, indem bei letzteren das ausserhalb der Zellen befindliche den Leib constituirende Protoplasma als ein Cytodencomplex potentia betrachtet wird. Auch für die *Infusorien* wird nach den bei ihnen vorkommenden Diffe-

renzirungen eine ähnliche Auffassung vorzuschlagen sein. Jedenfalls ist die Beurtheilung dieser Thiere als einzellige Organismen als unbegründet zu beseitigen.

Die Annahme einer »Einzelligkeit« der Infusorien stützt sich vorwiegend darauf, dass in der Zusammensetzung der Hauptmasse des Körpers keinerlei Zellen erkannt worden sind, wogegen ein grösseres, festeres als Kern nicht nur bezeichnetes sondern auch gedeutetes Gebilde zu den constanten Vorkommnissen gehört. Erwiese sich dieses Gebilde als Zellenkern, so könnte gewiss an der »Einzelligkeit« der Infusorien wenig Zweifel sein. Es haben aber gerade die sorgfältigsten Untersuchungen dem sogenannten »Kerne« eine Rolle zugewiesen, die mit der Bedeutung eines Zellenkernes unvereinbar ist (vergl. unten Geschlechtsorgane). Diejenigen, die wie Kölliker die Einzelligkeit der Infusorien noch vertheidigen, gerathen daher mit ihren eigenen Erklärungen in beständigen Widerspruch, indem sie überall Einrichtungen finden, welche auf einzellige Organismen nicht zu beziehen sind. Wenn wir daher bei dem genannten Autor den »Kern« als »weibliche Geschlechtszelle«, ein in der Nähe befindliches kleineres Körperchen als »männliche Geschlechtszelle« bezeichnet sehen, und dabei erfahren, dass diese Gebilde wieder durch Theilung sich vervielfältigen, also doch wiederum nichts anderes als Geschlechtszellen hervorbringen, so möchte man meinen, dass die einfachste Logik solche Organismen als einzellig anzusehen verbieten müsste. Sie enthalten mehrere Zellen, diese mehreren Zellen machen aber den Theil einer Zelle aus! Freilich erfahren wir auch sofort, dass diese »einzelligen Organismen« nicht wirkliche (!) Zellen sind; »wenn sie auch nicht einfach Zellen entsprechen«, so können sie »doch immerhin am zweckmässigsten mit solchen verglichen werden, und stellen auf keinen Fall mehrzellige Organismen dar.« Ob es »zweckmässig« ist, etwas einem andern Dinge nicht entsprechendes mit ihm zu vergleichen, braucht nicht erörtert zu werden. (S. Kölliker, Icones histiologicae I. 1864. S. 21—24.) — Die Differenzirung des Infusorienleibes betrifft fast immer nur die äusserste Schichte der Körpersubstanz, die sich damit zu den inneren Parthieen in einen Gegensatz stellt. Die letztere scheint in den meisten Fällen durch indifferentes Protoplasma vorgestellt zu werden. Diese Erscheinung harmonirt völlig mit anderen Vorgängen. Sowohl bei der Zelle bahnt sich die Differenzirung gleichfalls durch eine Veränderung der Oberfläche an, wie auch in den ersten Entwickelungsstadien vieler Thiere die Differenzirung an der Oberfläche vollständiger als im Innern ist. Hieher gehören die Beobachtungen von Hensen über die Entwickelung der Bipinnaria. Ein solches Stadium scheint bei den Infusorien bleibend repräsentirt zu sein. Dass bei *Noctiluca* Kerne in der Rindenschichte vorkommen, deutet auf eine ähnliche peripherische Sonderung.

In der Textur des Körpers der *Poriferen* finden wir grössere Breitegrade der Differenzirungsmannichfaltigkeit. Diese ist desshalb von besonderem Werthe, da sie von sehr einfachen Zuständen ausgeht. Solche sind bei einer Abtheilung der Schwämme vorhanden, deren Leib nur aus indifferentem, kernführendem Protoplasma gebildet wird. Dieses sondert sich um die Kerne zu Zellen, die wieder unter einander zusammenfliessen können. Diesem Wechsel folgt auch das einzige Organsystem, die den Körper durchziehenden Canäle mit ihren äusseren Oeffnungen. Der Körper ist also hier ein Aggregat indifferenter Zellen. Bei anderen ist eine grössere Beständigkeit vorhanden, die Zellen bieten verschiedene Gestaltverhältnisse, je nach ihren Beziehungen zum Körper, und besonders die Epithelien des Canalsystems zeigen beständige Formen. Auch Intercellularsubstanzen mit verschieden geformten, sogar ramificirten Zellen scheinen vorzukommen. Endlich besteht bei anderen (z. B. bei Aplysina carnosa) noch ein aus spindelförmigen Fasern zusammengesetztes Gewebe, welches theils die Canäle begleitet, theils das übrige Parenchym durchzieht. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass darin Muskelfasern sich herausstellen werden. So viel also die erst im Beginne befindliche histiologische Durchforschung erkennen lässt, leiten die höchsten Zustände der Differenzirung zu Verhältnissen, wie sie bei den Coelenteraten herrschen, und die mit jener

Differenzirung parallel laufende Sonderung des Canalsystems zu einem coelenterischen Apparat (s. unten) begründet die Beziehungen der Poriferen zu den Coelenteraten in bestimmtester Weise. Vielleicht geht daraus bald die Nothwendigkeit hervor, LEUCKART in der Zusammenstellung der Poriferen mit den Coelenteraten zu folgen.

Literatur. Infusorien: EHRENBERG, C. G., Die Infusionsthiere als vollkommene Organismen. Leipzig 1838. — DUJARDIN, Hist. nat. des Infusoires. Paris 1841. — STEIN, FR., die Infusionsthiere auf ihre Entwickelung untersucht. Leipzig 1854. — STEIN, FR., Der Organismus der Infusionsthiere. I. II. Leipzig 1859—66. — LACHMANN, J., De Infusoriorum imprimis vorticellinorum structura. Diss. Berolini 1855. — CLAPARÈDE, E. et LACHMANN, Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. Genève 1858—61. — ENGELMANN, TH. W., Zur Naturgeschichte der Infusionsthiere. Leipzig 1862. (Z. Z. XI.)

Rhizopoden: DUJARDIN in Ann. sc. nat. I. III. IV. — SCHULTZE, M., Ueber den Organismus der Polythalamien. Leipzig 1854. — CARPENTER, W., Researches on the Foraminifera. Phil. Tr. 1856. 59. — CARPENTER, W., Introduction to the study of the Foraminifera. London 1862. (R. S.) — HUXLEY, TH. H., Ueber Thalassicolla. Ann. nat. 1851. — MÜLLER, J., in M. B. 1855 u. A. B. 1858. — HÄCKEL, E., Die Radiolarien. Eine Monographie. Berlin 1862.

Poriferen. GRANT, R. E., Observ. on the struct. and funct. of Sponges. Edinb. New. phil. Journal. 1826. 1832. — LIEBERKÜHN, Beitr. z. Entw. der Spongillen. A. A. Ph. 1856. Zur Anat. d. Spongillen ibid. — Derselbe, z. Anat. d. Spongien. A. A. Ph. 1857. 1859. 1863. — BOWERBANK, On the anat. and phys. of the Spongiadae. Ph. Tr. R. S. 1858. 1862. — SCHULTZE, M., Die Hyalonemen. Bonn 1860. — SCHMIDT, O., Die Spongien des adriat. Meeres. Leipzig 1862. Supplement 1864. Zweites Supplement 1867. — KÖLLIKER, A., Icones histiologicae. I. Leipzig 1864. — MIKLUCHO, Jenaische Zeitschr. IV. S. 221.

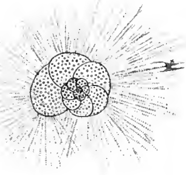
Integument.

§ 39.

Da der Körper der niedersten Organismen aus einer contractilen Substanz, dem Protoplasma (Sarcode) gebildet wird, welche in ihren Formzuständen sehr veränderlich ist, so fehlt mit einer bestimmten Abgrenzung des Körpers auch jegliche Differenzirung eines Integumentes. Wir sehen den Körper der meisten nicht mit einer Hülle versehenen Protisten ebenso, wie indifferente Zellen höherer Organismen die Umrisse wechseln; Fortsätze des Protoplasma dehnen sich bald da bald dorthin aus, und lassen den übrigen Körper nachfliessen. So bewegt sich der Körper mit stets wechselnder Oberfläche, an die jeder in dem einen Moment innen befindliche Substanzpartikel, in dem andern Moment mit der Bildung eines Fortsatzes hervortreten kann. Die Fortsätze erscheinen bald als breite lappenartige Verlängerungen, die verhältnissmässig nur wenig von der Mitte des Leibes sich entfernen, und durch wenig tiefe Buchten von einander getrennt sind, bald ergiessen sie sich als schmale Strömchen, die nach der Peripherie zu mannichfach sich theilen, und damit verästelte Ausläufer vorstellen. Diese Fortsatzbildungen und Ausläufer nennt man Pseudopodien. Sie charakterisiren die *Rhizopoden*, deren Protoplasma an allen gegen die unmittelbare Körperoberfläche gelangenden Stellen jene »Scheinfüsschen« aussenden kann (vergl. Fig. 1 u. 2). Dass die Oberfläche der Pseudopodien nicht durch eine etwa nur sehr gedehnte Aussenschichte des Leibes gebildet wird, lehrt die Beobachtung des

Zusammenfliessens derselben (Fig. 1 *x*). Benachbarte Pseudopodien können in verschiedener Zahl an jeder Stelle sich unter einander verschmelzen, oder auch netzartige Verbindungen vorstellen. Dieses Verhalten des Protoplasma wird durch im Innern zu Stande gekommene Differenzirungen (Skeletbildungen etc.) nicht alterirt. Es ist der Ausdruck eines jeglicher peripherischen Differenzirung entbehrenden Zustandes der niedersten lebenden Materie.

Fig. 1.



Durch Festerwerden der äussersten Körperschichte wird die allseitig sich äussernde Pseudopodienbildung beschränkt. Mit der chemisch-physikalischen Veränderung der peripherischen Theile bildet sich ein Gegensatz zu dem übrigen indifferent bleibenden Protoplasma, welches zwar noch Beweglichkeit äussert, allein durch die festere Rindenschichte in ansehnlicheren Excursionen gehemmt wird. Dieser Zustand trifft sich unter den Protisten bei den Gregarinen, wozu die bei manchen Amöben vorkommenden Verhältnisse Uebergänge darbieten. Eine derbe, homogene, zuweilen eine zarte Schichtung besitzende Membran überzieht hier den ganzen, nur durch eine einzige Zelle gebildeten Körper. Sie geht unmittelbar in das weiche Protoplasma über, und erscheint als Differenzirung an demselben, als Cuticularbildung. Wie alle Cuticulae entbehrt sie der contractilen Eigenschaft; sie ist dehnbar, elastisch, und vermag so den Contractionen und Expansionen des Protoplasma zu folgen.

Fig. 2.

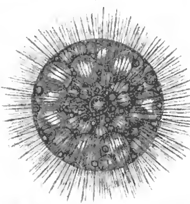


Fig. 1. Ein Rhizopod (Foraminifere — Rotalia) mit ausgestreckten Pseudopodien, die aus den Poren der mehrkammerigen Schale hervortreten. Bei *x* ist das peripherische Zusammenfliessen mehrerer Pseudopodien dargestellt.

Fig. 2. Ein Radiolar (Thalassolampe margarodes) mit ausgestreckten Pseudopodien (nach Häckel).

Bei den *Poriferen* treten andere Verhältnisse auf. Der aus vielen Zellen sich zusammensetzende (nicht blos Zellen enthaltende) Körper ist bestimmter nach aussen abgegrenzt, die oberflächlichste Schichte von Zellen kann einem Integument verglichen werden, wenn sie auch, wie z. B. bei den Spongillen, von jenen des übrigen Körperparenchyms nicht verschieden sind. Sie besitzen hier dieselbe Contractilität als Eigenschaft des indifferenten Protoplasma, und können amöbenartige Bewegungen ausführen. Bei sehr vielen Spongien wird die Hautschichte aus amorpher, contractiler Substanz gebildet, die wahrscheinlich aus vielen zusammengeflossenen Zellen entstand. Dass sich diese äussere Schichte zuweilen durch feine in sie abgesetzte Nadeln von dem gröbere stützende Theile enthaltenden übrigen Parenchym auszeichnet, hindert nicht eine bestimmte Abgrenzung einer Integumentschichte in Abrede zu stellen. Auch da, wo im Körper andere Gewebe auftreten, Faserbildungen durch langgestreckte Zellen, oder Abscheidungen einer Intercellularsubstanz, wird noch keine bestimmte Hautschichte differenzirt. Dennoch fehlen Andeutungen einer Integumentbildung nicht ganz, indem hin und wieder zarte Cuticulae vorkommen, sowie auch die Faserzellen in der Nähe der Oeffnungen eine bestimmte schichtenartige Anordnung annehmen sollen. Eine differente Integumentschichte ist bei den *Infusorien* nachweisbar. Der Körper ist hier zugleich in constante Formverhältnisse abgegrenzt, und wenn dieser Zustand an den der Gregarinen erinnern sollte, so ist zu erwägen, dass wir es dort mit einem bestimmt einzelligen Organismus zu thun haben, bei welchem das Integument einer Zellmembran gleich kommt, indess bei den Infusorien ein in seinen äusseren Schichten um vieles complicirterer Organismus vorliegt. Von der das Innere des Körpers darstellenden Protoplasmasubstanz ist die Hautschichte durch grössere Festigkeit ausgezeichnet und zuweilen ist eine äusserste dünne Lage cuticulaartig von der tieferen differenzirt. — Bei einigen ist die sonst nur wenig festere Hautschichte starr geworden und stellt eine Art Panzer vor. Durch den continuirlichen Uebergang in den Körper unterscheidet sich dieses Verhalten von der Gehäusebildung. An die Rhizopoden erinnernde Verhältnisse sind bei einer Abtheilung (Acinetinen) gegeben, indem pseudopodienartige Forsätze die äussere festere Körperschichte durchbrechen, und wie Tentakel entweder einzeln zerstreut oder zu Bündeln gruppirt vorkommen. Als besondere vom Integumente ausgehende Bildungen sind erstlich **Wimperhaare** anzuführen, die bei den Infusorien in allgemeiner Verbreituug vorhanden sind. Sie erscheinen als unmittelbare aber lebhaft bewegliche Verlängerungen des Integuments. Entweder besetzen sie nur beschränktere Körperstellen wie die sogenannte Mundöffnung, oder sie sind über grössere Strecken verbreitet, oder über den ganzen Körper, häufig sehr regelmässig, vertheilt. Als locomotorische Organe zeigen sie die Verbindung der Ortsbewegung mit dem Integumente an. So trifft man sie auch an den Jugendzuständen der Schwämme.

Eine andere Einrichtung ist in festeren stäbchenartigen Gebilden gegeben, die in der Haut mancher Infusorien beobachtet wurden, und die bei gewissen Einwirkungen einen feinen starren Faden hervortreten lassen. Dadurch kommen diese »Stäbchen« mit den am meisten bei den Coelenteraten

verbreiteten Nesselzellen überein. Wenn schon diese Einrichtung auf eine hohe Differenzirung nicht blos des Integumentes schliessen lässt, so ist dies durch andere Wahrnehmungen noch weiter begründet. Die unter der äussersten Schichte des Leibes gelegene Substanz zeigt bei einzelnen Gattungen eine deutliche Streifung. Da der Körper sich nur dieser Streifung entlang contrahirt, lag es nahe, darin die Andeutung von Muskeln zu sehen, und so das gesammte Integument dem bei anderen Typen vorkommenden Hautmuskelschlauche gleich zu setzen.

An der Körpersubstanz mancher Amöben zeigt sich häufig eine scheinbare Differenzirung. Die äusserste Schichte stellt eine dichtere en Cuticulae erinnernde Bildung vor, und erscheint völlig hyalin, indess die inneren Theile Körnchen oder feine Molekule enthalten. Mit der Bildung von Fortsätzen ergibt sich, dass auch in diese Schichte Körnchen eintreten können, so dass sie von dem übrigen Protoplasma nicht verschieden ist. Bestimmter stellen sich die bei einer Amöbe (A. villosa) von Wallich (Ann. Mag. XI. 1863) beobachteten Ausläufer der hyalinen Protoplasmaschichte in einem Büschel constant bleibender zottenförmiger Gebilde als eine Differenzirung dar. Vergl. auch Carter, l. c. J. XII., ferner Auerbach, Z. Z. VII. In der Beschaffenheit der äussersten Schichte bestehen bei den Amöben jedenfalls sehr verschieden abgestufte Zustände, die Verbindung mit den Gregarinen zu einer Abtheilung der Protisten ist daher gewiss gerechtfertigt. Die Cuticularschichte der Gregarinen bildet sehr häufig am sogenannten vorderen Körpertheile eine Verdickung oder ein knopfförmiges oder zapfenartiges Gebilde, an dem sogar hakenförmige Verlängerungen (bei Stylorhynchus, Actinocephalus) vorkommen. (Diese Einrichtungen kommen solchen Formen zu, die sich festgesetzt haben.) Auch fadenförmige Auswüchse der Cuticula sind beobachtet.

Während der Rhizopodenkörper an allen Theilen seiner Oberfläche zur Bildung der als Pseudopodien bezeichneten Fortsätze fähig erscheint, wird diese Eigenschaft mit der Bildung von Gehäusen auf die den Oeffnungen entsprechenden Stellen beschränkt, doch kann von da aus auch die ganze Schale mit Pseudopodien aussendendem Protoplasma überzogen werden. Eigenthümlich ist, dass auch bei einer Amöbenform (Lieberkühnia Wagneri) die Pseudopodienstränge nur von einer Stelle des Körpers ausgehen. (Claparède, op. cit. p. 464.)

Bei *Actinosphaeren* gelten die radienartig ausgehenden Fortsätze als den Pseudopodien der Rhizopoden gleiche Gebilde. Ihre stabilere Natur lässt sie nicht unbedingt davon trennen, denn auch bei Radiolarien finden sich sehr langsam sich verändernde Pseudopodien vor. Dagegen ist das Bestehen einer festeren in die sogenannte Marksubstanz des Körpers sich fortsetzende Axe, die von dem beweglichen und körnerreichen Protoplasma überzogen wird, eigenthümlich. Letzteres setzt sich in die Rindensubstanz fort. (M. Schultze, Das Protoplasma. 1863. S. 29.) Die äusserste Schichte wird aber auch bei Actinosphärium von Protoplasma gebildet und damit stimmt diese Form mit den Radiolarien überein, mit denen durch das Vorhandensein von Zellen in dem Umkreise der Marksubstanz eine fernere Aehnlichkeit geboten ist.

Ganz verschieden von dem Integument der Rhizopoden zeigt sich *Noctiluca*, bei der von Engelmann (Z. Z. XII. S. 564) in der glashellen, den Körper nach aussen abgrenzenden Membran zahlreiche, in regelmässigen Abständen liegende Kerne nachgewiesen wurden. Derselbe hat auch kernartige bereits von Leydig bei Infusorien beachtete Gebilde in der Rindenschichte von Vorticellinen bestätigt. Ein bestimmter Nachweis von Zellen fehlt jedoch. Wenn man weiss, wie schwer Zellen in der Körpersubstanz von Embryonen niederer Thiere, selbst noch bei Turbellarien etc. erkennbar sind, wird man

sich nicht wundern dürfen, dass die Beobachtungen über die histiologische Zusammensetzung so kleiner Organismen noch so lückenhaft sind.

Festere Zustände der glasartig hell gewordenen Cuticula sind als Panzerbildung bei Stylonychia, Euplotes, Aspidisca, Spirochona, Coleps u. a. bekannt. Die Verlängerungen an der Körperoberfläche der Infusorien in Tentakeln und Wimperhaaren sind als verschiedene, aber doch in einander übergehende Bildungen anzusehen. Die Tentakeln der Acineten können als niedere Zustände betrachtet werden, da die gleichen Gebilde als Attribute von Embryen höherer Infusorien auftreten. In dem einen Falle persistente Gebilde, stellen sie im andern Falle vorübergehende vor und machen wahrscheinlich, dass die Acinetenform die ältere ist und als Ansgangsform für andere Infusorien zu gelten hat. Da jene Fortsätze sich unmittelbar in das Innere des Körpers erstrecken, oder viel mehr Durchbrechungen der Rindenschichte des Körpers sind, als Fortsätze derselben, trennen sie sich von den Cilien. Die letzteren erscheinen in verschiedener Form und Grösse, gehen aber so in einander über, dass keine scharf begrenzten Abtheilungen aufgestellt werden können. Bald erscheinen sie als feine Härchen, bald als längere Geisseln oder festere borstenartige Haken oder griffelförmige Gebilde. Auch die anscheinend steiferen Fortsätze sind beweglich und können sich krümmen, ja es zeigen sogar die fein zerfaserten Enden solcher grosser Wimpern (bei Oxytrichinen und Euplotinen) vollständige Bewegungserscheinungen. Nach der Vertheilung der Wimpern am Körper hat Stein die Abtheilungen der Infusorien in holo-, hetero-, hypo- und peritriche geschieden. — Im Anschlusse an die Wimpern müssen die sogenannten »undulirenden Membranen« aufgeführt werden, die als hyaline, breite, in welligen Falten sich bewegende Fortsätze in der Nähe des Mundes angebracht sind. (v. Siebold, Z. Z. II.)

Die stäbchenförmigen Körnchen, welche nach der Beobachtung Allman's einen unbeweglichen Faden aussenden, und dadurch den Nesselzellen vergleichbar werden, sind von Stein als »Tastkörperchen« erklärt worden, und derselbe hält daran auch dann noch fest, als er die »borstenartigen Fäden« mit den erwähnten Körperchen in Zusammenhang erkannte. Stein erklärt sie durch Ausdehnung des Körperchens selbst, bei Einwirkung von Essigsäure oder bei lebhaften Contractionen zu Stande gekommen. Sie finden sich bei Paramaecium, Bursaria, Loxophyllum, Nassula, Ophryodendron etc. vor, und durchsetzen die Rindenschicht des Körpers in senkrechter oder mehr schräger Richtung. Das nähere Verhalten dieser Gebilde bedarf bis zur völligen Aufklärung noch sehr eines eingehenden Studiums. Gibt doch Kölliker (lc. hist. I.) an, dass er sich »aufs Bestimmteste davon überzeugt habe, dass Allman im Rechte ist,« dass er aber die von diesem gegebene Auffassung »für nichts weniger als gesichert« halte (!). Als eine besondere Differenzirung des Integumentes ist der Haftapparat von Trichodina anzusehen, der aus einem am Hinterrande des Körpers befindlichen Ringe gebildet wird, von welchem eine biegsame festere Membran vorsteht. Vom Ringe entspringen feine, gleichfalls feste Zähnchen, die theils nach innen, theils nach aussen gerichtet sind. Bei einer Art kommt innerhalb des ersten Ringes noch ein zweiter vor.

Stütz- und Bewegungsorgane.

Skeletbildungen.

§ 40.

Unter diesen vereinige ich die festen Gebilde, welche entweder als Schalen und Gehäuse den Körper äusserlich überziehen, oder als ein Gerüstwerk die weiche Körpersubstanz durchsetzen. Alle hier einzureibenden Gebilde

sind mittelbare oder unmittelbare Differenzirungen des Protoplasma, entweder an der Oberfläche des Leibes oder im Parenchym gebildet. Je vollständiger diese Abscheidungen als Gehäuse den Körper bedecken, desto mehr treten sie der freien Beweglichkeit entgegen, oder gehen wieder mit anderen compensirenden Einrichtungen (bei Foraminiferen) einher. Die letzteren finden sich auch bei inneren Gerüsten (Radiolarien) vor, wenn nicht festsitzende Zustände gegeben sind (wie bei Spongien). Schalen und innere Gerüste sind in grosser Verbreitung bei allen Abtheilungen niederer Organismen und zwar in sehr verschiedenem Grade der Complication, die häufig zu jener des Körpers in einem umgekehrten Verhältnisse steht. Die einfachste Form der Gehäusebildung besteht in der allseitigen Abscheidung einer festwerdenden Membran. Wir treffen das bei niederen den Pflanzen beigezählten Organismen, einzelligen Algen, und von da aus setzt sich die Erscheinung (Bildung von Cellulosehüllen um die Zellen) ins Pflanzenreich fort. Einfache ovale Schalen mit nur einer Oeffnung bilden bei den meist den Rhizopoden beigezählten beschalten Protoplasten die ersten Anfänge der Schalenbildung. Complicirtere Formen entstehen bei den *Foraminiferen*, indem sich an ein einfaches rundliches Gehäuse neue Abschnitte anbauen, die dann einzelne durch Oeffnungen unter einander verbundene und ebenso durch Poren nach aussen hin communizirende Kammern vorstellen (s. Fig. 1, Fig. 3). Durch Kalk, seltener durch Kieselerde, erhalten diese mehrkammerigen Schalen eine besondere Festigkeit, und durch die Verschiedenheit der gegenseitigen Lagerung, der Ausdehnung und Verbindungsweise der Kammern entstehen mannichfaltige Gestaltungen, die mit dem leichter gebauten innern Gerüste der Radiolarien an Formenreichthum wetteifern.

Fig. 3.

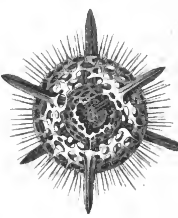


Als ein allen *Radiolarien* gemeinsames, wenn auch weniger in die Augen fallendes Stützorgan muss die »Centralkapsel« angeführt werden. Es ist ein in der Mitte des Körpers gelagertes, in sehr verschiedener Form auftretendes, kapselartig geschlossenes Organ, welches aus einer chemisch dem Chitin nahe stehenden Membran gebildet wird. Sie umschliesst regelmässig ausser Fettkugeln und kleinen Bläschen eine Quantität Protoplasma, welches wahrscheinlich durch feine Porencanäle mit dem extracapsularen Protoplasma in Verbindung steht. Hiezu kommt noch bei den meisten Radiolarien ein ge-

Fig. 3. Durchschnitt einer Foraminiferenschale (Alveolina Quoii). Die Anordnung der einzelnen Kammern zu einander ist sichtbar. (Nach Carpenter.)

wöhnlich aus Kieselerde bestehendes Gerüste, welches entweder ganz ausserhalb der Centralkapsel liegt, oder dieselbe bis zur Mitte durchsetzt. Im ersteren Falle sind es einzelne, lose im Parenchym des Leibes beisammen liegende Kieselstücke (Spicula), im letzteren mehrere von einem gemeinsamen Mittelpuncte ausstrahlende Stacheln, die wieder unter sich durch concentrisch geordnetes durchbrochenes Gitterwerk verbunden sein können (vergl. Fig. 4). So baut sich ein ausserordentlich complicirter Stützapparat auf, in welchem die weichen Körpertheile eingebettet sind, und für dessen einzelne Stücke das Protoplasma die Bildungsstätte abgibt.

Fig. 4.



Bei den *Poriferen* bilden Abscheidungen im Körperparenchyme unregelmässige Gerüste, die nur den Halisarcinen abgehen. Sie werden entweder durch rein organische Substanz oder durch Kalk oder Kieselerde dargestellt. Die erstere besteht aus einem dem Chitin verwandten Stoffe, und bildet netzförmig verbundene Fasern, welche für die sogenannten Hornschwämme charakteristisch sind. Abscheidungen von unorganischen Substanzen erscheinen bald in der Form von discreten Spiculis, die ausserordentlich mannichfaltig gestaltet sein können (Fig. 5) und bei reichlichem Vorkommen sich zu einem Balkenwerke verbinden, bald kommen sie als feste, nicht in Spicula zerlegbare Gerüste vor. Kalkschwämme und Kieselschwämme bilden zwei nach der chemischen Differenzirung des Gerüstes aufgestellte Abtheilungen.

Fig. 5.



Diesen inneren Stützapparaten der Rhizopoden und Spongien gegenüber bilden die Gehäuse der *Infusorien* eine besondere Reihe von Einrichtungen dadurch, dass sie nur Abscheidungen der Oberfläche des Leibes sind. Die abscheidende Matrix ist somit hin ein anatomisch bestimmter Theil des Körpers. Die Gehäusebildung der Infusorien findet sich vorzüglich bei festsitzenden Formen. Sie besteht in der Abscheidung einer anfänglich weichen, allmählich erhärten-

Fig. 4. Skelet eines Radiolars (Actinomma asteracanthion). Zwei concentrisch angeordnete durchlöcherte Schalen sind an einer Stelle durchbrochen, um eine dritte sichtbar zu machen. (Nach HÄCKEL.)

Fig. 5. Hartgebilde von Schwämmen. *a* Amphidisken, *b* Kieselnadeln (Spicula).

den Substanz, die becher- oder urnenförmig den Thierkörper bis auf eine die Communication mit der Aussenwelt zulassende offene Stelle umgibt. Von der blossen Cuticularbildung, die bei grösserer Festigkeit der differenzirten Schichte als Panzerbildung erscheint, unterscheiden sich diese Gehäuse durch ihre Ablösung von dem grösseren Theile ihrer Matrixfläche. Die Genese ist jedoch für beide Gebilde dieselbe. Sie liegt auch der Cystenbildung zu Grunde, die bei den Infusorien weit verbreitet vorkommt. Bei den Stielen der Vorticellinen und Acinetinen spielt sie ebenfalls eine Rolle. Die unbeweglichen Stiele der Epistylis und die äussere Schichte der contractilen Stiele von Vorticellinen und Carchesinen müssen als solche Differenzirungen gelten.

Die Erscheinung der Abscheidung festerer Substanzen aus dem Protoplasma und die Verwendung dieser Abscheidungen zu Hüll- und Stützorganen bietet den Ausgangspunct für mannichfaltige und ausserordentlich verschiedene Zustände dar, worauf bereits zum Theil § 25 hingewiesen wurde. Für die Protozoen spielt sie in demselben Maasse eine grosse Rolle, als bei sehr vielen die eigentliche lebende Substanz des Körpers indifferent ist, so dass der Gegensatz zwischen letzterer und den anscheinend hoch differenzirten Ausscheidungen lebhaft hervortritt. Sowohl die Formen der Gehäuse und Gerüste im Ganzen, als auch die Gestaltungen ihrer einzelnen Theile und Theilchen geben dieses Verhalten zu erkennen. — Je nachdem die Abscheidung einer erhärtenden Substanz sich über den ganzen Organismus erstreckt oder Theile von dessen Oberfläche frei lässt, ist die Gesammterscheinung eine sehr verschiedene. Im ersteren Falle entstehen ruhende Zustände des Organismus, es mangelt die Ortsbewegung, und die Bewegungserscheinungen beschränken sich auf »Strömungen« des Protoplasma innerhalb der allseitig geschlossenen Schalen. Einzellige Algen, dann die Diatomeen bieten Beispiele dar. Bleiben in der Schale kleinere Lücken oder Spalten bestehen, so kann die Körpersubstanz durch diese in unmittelbare Beziehung mit dem umgebenden Medium treten. Verlängerungen des Protoplasma fungiren als Organe der Ortsbewegung. Diese können entweder ohne bestimmte Gestalt sein, veränderlich, indem das Protoplasma auch an diesen Stellen indifferent bleibt, oder sie können einzelne geisselförmige, bewegliche Fortsätze bilden, oder in Folge besonderer Differenzirung durch eine Summe von Wimperhaaren dargestellt sein. Ersteres ist bei den Diatomeen der Fall, bei denen durch M. Schultze Oeffnungen der Kieselschale zum Durchlasse von Protoplasmafortsätzen wahrscheinlich gemacht werden (A. f. mikr. Anat. I.). Der zweite Fall trifft für gewisse Entwickelungszustände von Flagellaten, und der dritte ist bei den Peridinien gegeben, bei denen mit einem geisselförmigen Fortsatz zugleich ein Wimperkranz als Bewegungsorgan aus einer Spalte der Kieselschale hervortritt. —

Die Schalengebilde der *Rhizopoden* (*Foraminifera*) zeigen sich verschieden, theils nach der Substanz die sie bildet, theils nach der Structur dieser Substanz und nach der Form. Die festen Schalen sind grösstentheils durch Kalksalze gebildet. Bei einigen (Polymorphina, Nonionina) ist Kieselerde nachgewiesen. Eine zarte Membran kleidet die Kalkschalen aus und setzt sich auch in die Porencanäle fort. Nach der feineren Structur der Schalen sind zwei grosse Abtheilungen zu unterscheiden. Bei der einen ist die Schale gleichartig, solid (Imperforata), bei der andern von Porencanälen durchsetzt (Perforata). Aus der Anordnung der einzelnen Abtheilungen des Gehäuses gehen mannichfache Complicationen der Form hervor. Durch Anlagerung in einer geraden Linie entstehen stabförmige, oft knotig angeschwollene Gehäuse, deren einzelne als »Kammern« bezeichnete Abschnitte bald gleichgross, bald in verschiedener von einem Ende gegen das andere hin zunehmender Grösse erscheinen (Nodosariden). Eine spiralige Anordnung der Kam-

mern, die in einer oder in verschiedenen Ebenen lagern können, führt zu Bildungen, welche Nautilusschalen ähnlich sind (Fig. 3). Bedeutende Modificationen entstehen durch Ueberlagerungen der Spiralinuren, der Streckung oder der Verkürzung der Spiralaxe etc. Die planorbisartigen Gehäuse der Milliolidea, bei denen stellenweise Einschnürungen die erste Spur einer Kammerbildung aufweisen, stellen den einfachsten Zustand dieser Formen vor. Durch ungleichartige Ansätze neuer Kammern wird die Spiralform äusserlich aufgehoben (Acervulinen), und ist nur in den ersten Kammerbildungen zu erkennen. Gewöhnlich werden diese Gehäuse mit äusseren Schalenbildungen zusammengestellt. Nur für wenige jedoch erscheint dies passend. Ueberall da, wo die Scheidewände der sogenannten Kammern mehrfach durchbrochen sind, und wo zugleich noch Porencanäle die Schale nach aussen durchsetzen, so dass also das Protoplasma der Pseudopodien äusserlich die Schale bedecken kann, erscheint die Schale vielmehr als ein inneres Gerüste. Wo die Scheidewände nur durch mehrere einzelne, weite Oeffnungen zwischen sich lassende Säulchen oder Lamellen repräsentirt werden (Fig. 3), und der Raum der Kammer selbst den mehrfachen Verbindungen zwischen zwei Kammern an Volum sogar nachsteht, und wo endlich alle benachbarten Kammerräume unter einander communiciren, und so das ganze »Gehäuse« von einem nach allen Richtungen communicirenden Hohlraumsysteme durchsetzt wird: da ist der Charakter einer äusseren Schale vollständig aufgegeben. Da also in allen Fällen das Protoplasma sich über die Aussenfläche der Schale zu ziehen vermag, so ist, wie CARPENTER mit Recht erinnert, die Schalenbildung der Foraminiferen als eine innere zu betrachten, und reiht sich darin den Gerüsten der Radiolarien an.

Ueber die Gehäuse der Foraminiferen vergl. EHRENBERG, A. B. 1856. CARPENTER, Ph. Trans. 1856. 1860. M. SCHULTZE, Arch. Nat. XXIX.

Bezüglich der Gerüste der *Radiolarien* ist zu bemerken, dass die festen Theile, die nur bei Thalassicolla, Thalassolampe und Collozoon fehlen, aus Kieselerde bestehen. Bei einigen (Acanthometriden) scheint die Kieselerde entweder ganz zu fehlen, oder sie tritt erst allmählich an die Stelle einer die Skelettheile bildenden organischen Substanz. Die Kieselnadeln sind grossentheils solid. Wenn sie einen Axencanal enthalten, so ist dieser mit Protoplasma gefüllt, welches zum einen Ende ein- zum andern austritt. Einzelne zerstreute nadelförmige Kieselstücke, welche ausserhalb der Centralkapsel frei im Protoplasma liegen, bilden die ersten Andeutungen eines festen Skelets (bei den Colliden und Polyzoen). Bei Einzelnen gehen sie, ohne fest verbunden zu sein, in eine radiäre Anordnung über. Durch Verbindung der radialen Stacheln in einer gleichen Entfernung durch tangential verlaufende Stäbe entstehen kugelige, gitterförmig durchbrochene Gerüste, bei denen die Radialstacheln nach einem von HÄCKEL entwickelten Gesetze (MÜLLER's Gesetz) angeordnet sind. Durch mehr unregelmässige zwischen den Radiärstacheln liegende feinste Balkennetze kommen schwammförmige Gerüste zu Stande. Scheiben- und korbförmige Skelete sowie endlich solche, bei denen eine spiralige Anordnung gegeben ist, erhöhen den unendlichen Reichthum der Formen (vergl. HÄCKEL, op. cit.).

Für die *Schwämme* ist das Vorkommen von Kieselnadeln innerhalb der Fäden des Hornskelets erwähnenswerth. Für kleinere Spicula ist die Bildung in Zellen erwiesen (LIEBERKÜHN). Auch die Formen dieser Gebilde sind ausserordentlich mannichfach, ebenso wie ihre Grösse, die von mikroskopischen Gebilden bis zu den langen Nadeln des stattlichen Kieselbusches der Hyalonemen wechselt. — Die Beziehungen der Hornfasern zum Protoplasma ward von O. SCHMIDT genauer ermittelt. Es ergab sich bei wachsenden Schwämmen ein allmählicher aber unmittelbarer Uebergang des Protoplasma in die Faser, und dergleichen ist an den festsitzenden Fasern (Wurzeln) wahrzunehmen. Es ist dieser Process eine allmähliche Differenzirung, durch chemisch-physikalische Umwandlung von Protoplasma bedingt. Dieser Vorgang hat sein Analogon bei den Radiolarien, bei welchen von HÄCKEL eine »Verkieselung von Sarcodefäden« nachgewiesen ward.

Die Gehäusebildungen der *Infusorien* gehen aus einer Fortsetzung desselben Processes hervor, der die panzerartigen Umhüllungen liefert. Die Trennung der differenzirten Schichte wird vollständig, während sie dort eine unvollständige war. Die Verschiedenheit ist somit wesentlich eine graduelle. Die Gehäuse sind bald weich, bald fester, membranös. Einige zeichnen sich durch Aufnahme von Fremdkörpern, verkitteten Sandkörnchen etc. aus. Gehäuse besitzen die Gattungen Vaginicola, Tintinnus u. a. Bei Stentor kommt sie in einzelnen Fällen vor. Gitterförmig durchbrochene Schalen aus Kieselerde hat HAECKEL erwähnt (35. Versamml. deutscher Naturforscher, Königsberg 1860). — Von der Gehäusebildung ist die Encystirung erstlich durch ihre allgemeinere Verbreitung, dann durch die Ausdehnung des Vorganges über den ganzen Körper, also durch den vollständigeren Abschluss, und endlich durch ihre physiologische Bedeutung unterschieden. Sie steht in einem nahen Verhältnisse zu gewissen Fortpflanzungserscheinungen und tritt auch auf bei Verdunstung des von den Thieren bewohnten Wassers. Vergl. über Gehäusebildung und Encystirung FERD. COHN, Z. Z. III. IV. V., ferner über Encystirung CIENKOWSKI, Z. Z. VI. S. 301. Auch bei Noctiluken ist Encystirung beobachtet.

Bewegungsorgane.

§ 41.

Der activen Ortsbewegung dienende Organe als gesonderte Bildungen fehlen allen Protozoen entweder vollständig, oder sind nur in einer Weise vorhanden, die auch bei anderen Protisten vorkommt, ja sogar bei pflanzlichen Organismen besteht. Die contractile Leibessubstanz besorgt die Locomotion. Bei der Mehrzahl verändert der Körper seine Lage durch Bildung von Fortsätzen in beliebiger Richtung. Erscheinen diese Fortsätze als Pseudopodien, so ziehen die mit ihrem Ende festgehefteten durch ihre Verkürzung den Körper nach, und von neuem ausgesendete Pseudopodien bewirken in gleicher Weise ein fortgesetztes Weiterrücken. Bei allen *Rhizopoden* ist dieses Verhalten im Wesentlichen gleich und wenn bei den Radiolarien die Ortsbewegung vorzugsweise eine passive ist, durch Bewegung des die Thiere umgebenden Wassers geleitet, so stellt doch das Verhalten der Leibessubstanz durch Pseudopodienbildung auch eine active Ortsbewegung nicht ausser Möglichkeit.

Für die mit der Bildung der Stützorgane festsitzenden *Spongien* besteht eine Ortsbewegung nur während des Jugendzustandes, wo ein Wimperkleid den Körper bedeckt, oder für losgetrennte Protoplasmastücke des Körpers, die dann amöbenartige Bewegungen zeigen.

Bei den *Infusorien* treten ausser den auch hier als Bewegungsorgane verbreiteten Wimperhaaren (siehe § 39) noch besondere auf **Muskeln** hinweisende Differenzirungen auf. Sie erscheinen als Streifen innerhalb der äusseren Körperschichte, und zeigen bald eine gerade bald eine mehr schräge Anordnung in Beziehung zur Längenaxe des Körpers. Als eine hievon verschiedene Einrichtung besteht bei gestielten Infusorien ein contractiler Strang in der Axe des Stiels, und vermag durch seine Wirkung den Stiel spiralig zusammen zu ziehen, während die Streckung durch die Elasticität der Scheide des muskulösen Stranges zu Stande kommt. Diese Muskeln der Infusorien kön-

nen nur functionell den Muskeln der übrigen Thiere zur Seite gestellt werden. Zu einer Vergleichung selbst nur mit den Formelementen der Muskelfasern fehlen bis jetzt alle morphologischen Anhaltepuncte.

Die contractilen Streifen der Infusorien sind bis jetzt vorzüglich bei grösseren Arten, bei Stentor, Prorodon, Spirostomum etc. bekannt. Bei anderen, die durch ihre Grösse die Wahrnehmung der Streifen leicht machen würden, werden sie vermisst, und es findet sich nur homogenes Rindenparenchym. Die energischen auch von den der Muskelstreifen entbehrenden Infusorien ausgeführten Körpercontractionen lassen in der Rindenschichte den noch nicht differenzirten, d. h. noch nicht in Streifen gesonderten Zustand der Muskelsubstanz annehmen. Ausser den über den ganzen Körper sich erstreckenden Muskelstreifen ist noch ein besonderes System von »Peristomstreifen« vorhanden, die gegen den Mund zu convergiren und dort endigen. Den Beweis, dass in jenen Streifen contractile Apparate vorliegen, liefert nach Stein Spirostomum, welches sich bei Zusammenziehung des Körpers nicht nach der Langsaxe des Körpers, sondern in der Richtung des mehrere Spiralumgänge beschreibenden Streifenverlaufs verkürzt.

Auch bei den Vorticellinen wird von Stein eine Streifung des Rindenparenchyms angegeben. Das von Claparède und Lachmann aufgeführte, aus sich kreuzenden Streifen bestehende System bei Vorticellinen, Paramaecium u. a. wird in Abrede gestellt und dafür ein einfacher Spiralverlauf der Streifen angenommen.

Das Verhalten des Stieles festsitzender Infusorien bietet eine Reihe von Verschiedenheiten. Halten wir isolirt bleibende und zu Stöcken vereinigte Individuen aus einander, so sehen wir bei ersteren Zustände, in denen der Stiel einen kürzeren oder längeren in die Cuticula der Rindenschichte übergehenden Ansatz bildet, der keinerlei Bewegungen ausführen kann. So verhält es sich bei vielen Acinetinen (Opercularia u. a.). Bei einigen, wo der Stiel sich gegen den Körper zu allmählich verdickt, zeigt sich in seinem Innern vom Körper her ein Hohlraum, in welchen ein Streifen des Körperparenchyms sich hineinzieht. Hier drückt sich die Andeutung einer Differenzirung aus. Bei Vorticella ist der Stiel constant in zwei verschiedene Substanzen gesondert. Die äussere elastische Scheide setzt sich in die Cuticula des Körpers fort. Der frei im Innern liegende Strang ist muskulös und geht in den Körper des Thieres, zunächst in dessen Rindenschichte über, als deren Fortsetzung er auch bei seiner Entstehung erscheint. Von den Vorticellinen-Stöcken besitzt Epistylis keinen Muskelstrang im Stiele. Dieser besteht aus einer gleichartigen und feingestreiften Substanz, die nur als eine Abscheidung sich herausstellt. Bei Carchesium bildet diese Substanz wie bei Vorticella eine Scheide um einen Muskelstrang, der hier für jedes Individuum des Stockes gesondert ist (vergl. Fig. 10 *A*) indess er bei Zoothamnium durch den ganzen Stock sich verästelt. Ueber den Stiel der Vorticellen: Czermak, Z. Z. IV. S. 1. 38. Die Uebereinstimmung mit Muskeln hat Kühne (A. A. Ph. 1859) erwiesen. Aus vielen Versuchen, die der genannte Autor theils mit chemischen Agentien, theils mit dem elektrischen Strome am Vorticellenstiele angestellt hat, geht hervor, dass der contractile Strang im Vorticellenstiele nicht einfaches Protoplasma ist, wie dieses schon aus der Art der Bewegung ersichtlich. Er hat gleiches Verhalten mit der Muskelfaser höherer Thiere. In neuerer Zeit hat Mecznikoff diese Angaben bestritten. (A. A. Ph. 1863. 64.)

Organe der Empfindung.

Nervensystem und Sinnesorgane.

§ 42.

Obgleich den Protozoen die von diesen Organen getragenen Thätigkeiten von vornherein nicht abgesprochen werden können, so sind doch bis jetzt keine hieher zu rechnenden Einrichtungen aufgefunden worden. Dieser Mangel entspricht der entweder gänzlich fehlenden oder nur gering entfalteten Differenzirung von Geweben. Bei einem Theile ist vielleicht unsere noch sehr geringe Einsicht in die Textur und Structur des Organismus die Ursache der Annahme jenes Mangels. Dass Zustände der Aussenwelt dem Körper vermittelt werden ist unzweifelhaft, und dass bestimmte Willensimpulse sich kundgeben, kann zwar nicht direct bewiesen, aber auch nicht positiv in Abrede gestellt werden, sobald man für diese Erscheinungen das niederste Maass annimmt.

Wenn das Fehlen eines Nervensystems das Vorhandensein von Sinnesorganen ausschliesst, da die letzteren doch nur Endapparate des ersteren sind, und dieses somit voraussetzen, so kann auch von specifischen Sinnesorganen weder bei den Rhizopoden und Spongien, noch bei den Infusorien die Rede sein. Die Oberfläche des Körpers kann allerdings Eindrücke aufnehmen, und somit als »Tastorgan« und dergleichen »fungiren«, aber sie besitzt in ihrer Textur keine hieher bezüglichen Einrichtungen. So vermögen gewiss die Pseudopodien der Rhizopoden zur Wahrnehmung äusserer Zustände thätig zu sein, aber sie sind keine Tastorgane im anatomischen Sinne. Auch bei den um vieles differenzirteren Infusorien besteht noch kein discreter Apparat. Rüsselartige Verlängerungen des Körpers, auch die Wimperhaare mögen der Tastverrichtung mit vorstehen, bestimmte Structuren gehen auch diesen Theilen ab. Sehr problematisch dürfte die Tastkörperchennatur der stäbchenförmigen Gebilde sein, die in der Haut mancher Infusorien vorkommen. Wenn man mit Stein diese Gebilde wie auch die Cilien als Tastorgane betrachtet, dabei aber berücksichtigt, dass sie von den Cilien überragt werden, und dass der von ihnen umschlossene, die Cilien an Länge übertreffende starre Faden erst nach einer stattgefundenen Einwirkung auf die Oberfläche des Thieres hervortritt, so wird ihre Thätigkeit als Tastorgane nicht recht verständlich.

Organe der Ernährung.

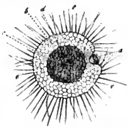
Verdauungsorgane.

§ 43.

Organe zur Aufnahme und Veränderung der Nahrung fehlen den niedersten Organismen. Bei den *Gregarinen* geschieht die Nahrungsaufnahme entweder wie bei den Pflanzenzellen durch endosmotische Vorgänge auf der Oberfläche des Körpers und geformte Nahrungstheile gelangen nicht ins

Innere des Körpers, oder es besteht bei peripherisch nicht differenzirtem Körper eine directe Nahrungsaufnahme, die an jeder Körperstelle vor sich gehen kann. So verhalten sich die Moneren, Amöben und selbst die *Rhizopoden*. Die Nahrungsstoffe werden hier von der weichen Körpersubstanz umflossen wie bei den Amöben, oder sie werden von den Forsätzen des Körpers, den Pseudopodien, umhüllt. Beiden Fällen liegt eine und dieselbe Erscheinung zu Grunde. **Jede Stelle im Protoplasma kann durch Einschliessen und Ausziehen der Nahrungsstoffe als verdauende Cavität fungiren** und an jeder benachbarten Stelle der Oberfläche können die unverdanten Substanzen wieder entfernt werden. — Auch bei *Actinosphärium* wird geformte Nahrung ins Innere des Körpers aufgenommen, die Pseudopodien sind hier jedoch nur mittelbar thätig, indem sie die Beute an den Körper heranziehen und sie an beliebiger Stelle in das aus einander weichende Parenchym der Rindenschichte eintreten lassen (Fig. 6), von wo sie in das centrale Parenchym gelangt. Im Vergleiche mit den Rhizopoden besteht hier das Eigenthümliche, dass der aufzunehmende Bissen nicht von ungeformtem Protoplasma der Pseudopodien umflossen wird, sondern direct in differenzirtere Leibestheile tritt.

Fig. 6.



Die *Infusorien* zeigen bestimmtere Einrichtungen, discrete Organe zur Aufnahme der Nahrung. Die Art der Nahrungsaufnahme in den Körper ist zweifach verschieden. In dem einen bei den Acinetinen gegebenen Falle fehlt eine Mundöffnung, und die strahligen die Hülle des Körpers durchsetzenden Fortsätze wirken wie Saugrüssel. Unter napfartiger Ausbreitung ihres Endes legen sie sich an die in ihren Bereich gerathene Beute, die aus anderen Infusorien u. s. w. besteht, und lassen die Körpersubstanz derselben wie durch eine Röhre in continuirlichem Strome in ihren Körper überfliessen, wo sie in Form von Tröpfchen das Leibesparenchym erfüllt. Das Vorkommen ähnlicher Fortsätze bei den Embryonen anderer Infusorien lässt dieser Ernährungsform eine grössere Ausdehnung beimessen. In der anderen wird eine höhere Stufe repräsentirt; es bestehen nicht nur bestimmt organisirte Stellen zur Aufnahme, sondern auch bestimmte Stellen zur Ausschei-

Fig. 7.



Fig. 6. *Actinosphärium*. *a* ein Bissen, der eben vom Thiere in die weiche Corticalschicht *b* eingedrückt als Nahrung aufgenommen wird. *c* centrales Körperparenchym, *d* einige in letzterem befindliche Nahrungsballen. *e* Pseudopodien der Corticalschicht.

Fig. 7. Schematische Darstellung der verdauenden Cavität bei *Paramaecium*. *a* mit welchem Protoplasma gefüllter Leibesraum, in welchen die Nahrung aufgenommen wird. *b* Mundoffnung. *c* After. *d* contractile Hohlraume.

dung des Unbrauchbaren. Ein Darmrohr fehlt jedoch auch hier überall, und jene Differenzirungen beschränken sich auf die Rindenschichte des Körpers, so dass jenseits derselben die Nahrungsstoffe in weiches Parenchym gelangen, in welchem sie keine besonders umwandeten Wege mehr antreffen. Hier bilden sich für die Nahrungsballen temporäre Räume als verdauende Höhlen, deren häufig zu beobachtendes Zusammenfliessen während der Bewegung des Parenchyms ihre vorübergehende Existenz zu erkennen gibt. Es besteht hier somit die Uebereinstimmung mit den Rhizopoden, dass ein Theil des Ernährungsapparates, nämlich die Stellen, an denen die Nahrung verdaut wird, der organologischen Differenzirung entbehrt. — Die mit einer Mundöffnung versehenen Infusorien besitzen diese entweder in Form einer einfachen Spalte, die oft nur während der Aufnahme eines Bissens wahrnehmbar ist, oder es zeigt sich dieselbe nicht unmittelbar an der Oberfläche des Körpers, sondern im Grunde einer sehr verschieden gestalteten, zuweilen auch den After aufnehmenden Vertiefung (Vorhof), die in der Regel mit besonderen Wimperapparaten (Geisseln, undulirenden Membranen etc.) ausgestattet ist, und deren Umgebung häufig auch in der Form sich auszeichnet (Peristom). Vom Munde aus erstreckt sich häufig ein röhrenartiger Abschnitt als Schlund (Fig. 7 *b*) ins Körperparenchym, und von da aus beschreibt der aufgenommene Bissen seinen Weg innerhalb der weichen Substanz des letzteren. Eine Afteröffnung scheint constant vorzukommen, aber nur sehr selten ist sie deutlich unterscheidbar.

Das verschiedene Verhalten der Nahrungsaufnahme entbehrt keineswegs des verknüpfenden Bandes. Die einfache Art der Aufnahme bei den Rhizopoden, wo das Protoplasma der Pseudopodien die zu verdauenden Stoffe umfliesst, so dass man wenigstens von den Foraminiferen sagen könnte, dass die verdauenden Hohlräume sich ausserhalb des Körpers bilden, diese einfache Art ist eben der Ausfluss der mangelnden peripherischen Differenzirung. Unter den Infusorien ist die letztere theilweise bei den Acinetinen eingetreten. Nur einzelne Stellen sind zur Aufnahme befähigt, und diese bilden pseudopodienartige Fortsätze. Vollständiger ist die Sonderung der Corticalschichte bei den übrigen Infusorien, und dem entspricht nicht blos die Localisirung von Mund und After, sondern auch die weitere Entwickelung der ersteren zu einem besonderen Organe.

Es sind also hier nur weiter differenzirte Verhältnisse gegeben, die zu den einfachen Zuständen der Rhizopoden in keinem Gegensatze stehen, zumal die Differenzirung eben nur die Corticalschichte betrifft, und das Innere des Infusorienleibes dem indifferenten Protoplasma der Rhizopodenkörper gleichgestellt werden darf. Die verschiedenen Grade der Differenzirung des Mundes selbst (s. unten) zeigen den Beginn dieser Einrichtung von einfachen Anfängen, deren unterste Stufe in einer aller secundären Vorrichtungen entbehrenden zur Nahrungsaufnahme verwendeten Stelle der Körperoberfläche zu suchen ist. — Für die Auffassung, dass die Localisirung der Function der organologischen Differenzirung vorangehe, lassen sich in diesen Verhältnissen nicht wenig Belege finden.

Die Kenntniss des Ernährungsapparates der Protozoen hat sehr mannichfaltige Phasen zu durchlaufen gehabt.

Für die *Infusorien* wurde von EHRENBERG eine grössere Complication des Verdauungsapparates angenommen, indem er die einzelnen im Leibesparenchym befindlichen Hohlräume (Vacuolen), die mit Nahrungsballen gefüllt gefunden werden, für eben so viele unter einander verbundene Magen hielt. Darauf wurde die Abtheilung der »Polygastern« gegründet. Vornehmlich durch v. SIEBOLD wurde das einfachere Verhalten jener Theile zur Geltung gebracht, die »Magen« wurden als blosse Lücken im weichen Parenchym nachgewiesen, und der polygastrische Darmcanal in Abrede gestellt. Durch LACHMANN wurde endlich der gesammte Binnenraum des Infusorienkörpers als eine einzige verdauende Cavität gedeutet, deren gesammter Inhalt als Chymus anzusehen sei. Die zuweilen sogar rotirende Bewegung des Körperparenchyms scheint eine solche Deutung zu unterstützen. Hiegegen wurde von STEIN die Auffassung der Körpersubstanz und ihre Beziehung zu den Nahrungsstoffen in der oben geschilderten Form ausführlich begründet. Dass in diesem Binnenparenchym eine weiche contractile Substanz vorliegt, die im Gegensatze zu den äusseren Schichten des Leibes als nicht weiter differenzirt erscheint, durfte nicht zu bezweifeln sein. Ob sie aber mit indifferentem Protoplasma übereinstimmt, ist vorläufig noch hypothetisch. Von allen Infusorien abweichend verhält sich diese Substanz bei *Trachelius Ovum* (Fig. 8). Sie bildet hier ein unmittelbar von der äusseren Schichte ausgehendes Balkenwerk, welches den gesammten mit Wasser gefüllten Körperraum netzförmig durchzieht. Die Balken dieser Substanz fungiren hier ganz in derselben Weise bei der Nahrungsaufnahme, wie das Leibesparenchym der übrigen Infusorien, indem die Nahrungsstoffe in ihre Substanz eintreten und in Vacuolen verdaut werden. Die Verschiedenheit von den übrigen Infusorien ist in der Unterbrechung des Parenchyms durch fluidumerfüllte, unter einander zusammenhängende Räume zu finden. Mit dieser Einrichtung kommt in manchen Beziehungen *Noctiluca* überein. In der Nähe einer buchtigen Vertiefung der Oberfläche des Körpers lagert eine Masse körnchenführenden Protoplasmas, das sich von da aus in verästelten Strängen und Fäden durch den Hohlraum des Körpers vertheilt. In diese Stränge gelangen die Nahrungsstoffe durch eine in der Bucht gelegene Mundöffnung, und lagern sich in Vacuolen des Protoplasma, welche nach der Angabe von QUATREFAGES rasche Veränderungen erleiden und sich längs den Fäden fortbewegen. (Vergl. über den Bau von Noctiluca: QUATREFAGES (Ann. sc. nat. III. XIII. KROHN, Arch. at. IV. 1852; HUXLEY Quart. Journ. micr. sc. 1855.) Aus dieser Uebereinstimmung zwischen Noctiluca und Trachelius ovum darf aber noch nicht auf eine Zusammengehörigkeit beider Organismen geschlossen werden. Das Verhalten des übrigen Körpers bietet genug Differenzirungen dar. Die Vertheilung des Protoplasma in Balken oder stromartig sich bewegende Fäden ist der Ausdruck eines Zustandes, der durch einen dem Protoplasma gebotenen freien Spielraum bedingt wird, und hat sein Analogon in anderen niederen Organismen, bei Diatomeen etc., wie in den Zellen der Pflanzen. Zu solchen Zellen verhalten sich Trachelius und die Noctiluken wie die übri-

Fig. 8.

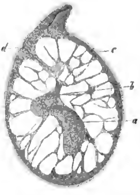


Fig. 8. *Trachelius ovum*, im Durchschnittsbilde gesehen zur Darstellung des Binnenraumes des Körpers. *a* centrales Organ, in welches sich von aussen her bei *b* eine Spalte einbuchtet. *c* contractile Blasen in der Rindenschichte des Körpers. *d* verschliessbare Oeffnung.

gen Infusorien zu Zellen, deren Protoplasma unmittelbar von einer Membran umschlossen wird und den von letzterer begränzten Raum vollständig erfüllt. Auch hier wird keine Vertheilung des Protoplasma in Balken und Fäden möglich sein, sondern die Bewegungen werden sich bei weicher Membran als Contractionen der Gesammtmasse äussern. Aus diesen Aehnlichkeiten darf jedoch keineswegs auf die völlige Uebereinstimmung geschlossen werden. Wir haben den Werth der Differenzirung der sogenannten Rindenschichte des Infusorienleibes sowie die durch den Nachweis von Kernen ausgedrückte Differenzirung des Integuments der Noctiluken nicht zu gering anzuschlagen, und dürfen auf keinen Fall diesen Gebilden Zellmembranen gleich setzen, wenn auch der Zelleninhalt mit dem Leibesparenchym von Infusorien allgemeine Uebereinstimmungen besitzt, oder, wenn er sich als Cytodencomplex herausstellen sollte, sogar ihm völlig gleich kommt. Auch für die Beziehungen von Noctiluca möchte ich aus der mit Trachelius gegebenen Vergleichung keinen bestimmten Schluss ziehen, da über die Lebenserscheinungen wie über den Bau beider Organismen noch vieles aufzuklären bleibt.

Die Lage und Form der Mundöffnung der Infusorien ist ausserordentlich verschieden. In vielen Fällen ist sie nur während der Aufnahme von Nahrung wahrnehmbar (z. B. bei Amphileptus, Loxophyllum) und verschwindet sofort nach dem Eintritte des Bissens im Parenchym. An dem häufig vorhandenen vom Munde beginnenden röhrenförmigen Schlunde trifft sich zuweilen ein Wimperbesatz (Paramaecium aurelia und bursaria, eine undulirende Membran bei Bursaria flava) oder eine Auskleidung mit stabförmigen Zähnchen oder feinen Längsleisten. Stäbchenauskleidung des Schlundes besitzen Prorodon, Chilodon, Nassula etc. in einer fischreusenförmigen Anordnung. Eine gleichmässige Verdickung der Schlundwand ist bei Ervilia und Liosiphon beobachtet.

Von einer Afteröffnung ist allgemeines Vorkommen noch keineswegs ermittelt. Nur in wenigen Fällen stellt sie eine bleibend abgegrenzte Oeffnung dar, meistentheils ist sie nur während des Hervortretens unverdauter Nahrungsstoffe unterscheidbar. Diese »Afterstelle« findet sich in der Regel am hintern Körperende, doch im Ganzen vielfach wechselnd. Auch am vordern Körperende kann sie vorkommen, so liegt sie bei Stentor in der Nähe des Mundes und bei Vorticellinen und Ophrydien im Vorhofe.

§ 44.

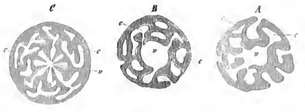
Dem Ernährungsapparat der *Poriferen* müssen wir eine besondere Stelle einräumen, weil er mit Einrichtungen verbunden ist, die sich von jenen der anderen Protozoen bedeutend entfernen. Ebenso ist die functionelle Beziehung eine andere, da er nicht blos der Ernährung im weitesten Sinne vorsteht, sondern auch zum Fortpflanzungsgeschäfte Beziehungen besitzt. Soweit die Bildungsgeschichte dieses Apparates bekannt ist, stellt sich sein erstes Erscheinen im Körper des jungen Schwammes als ein einfacher Hohlraum dar, der mit einer weiten Oeffnung ausmündet. Dieses einfache Verhalten bleibt entweder bestehen (Ute), oder es führt bei fernerem Wachsthum des Körpers zu Complicationen, indem von jener einfachen, Leibes- und Darmhöhle zugleich vorstellenden Cavität ein Canalsystem sich entwickelt. Dasselbe wird meist durch unter einander anastomosirende Räume gebildet, welche mit feinen Oeffnungen auf der Leibesoberfläche ausmünden und von Wimperepithel ausgekleidet sind. Modificationen entstehen durch Concrescenz mehrerer Individuen, wobei nicht nur die Darmhöhlen der einzelnen unter einander zusammenfliessen, sondern auch durch die zwischen den Individuen da und dort bleibenden Lücken ein den Körper der Schwamm-

colonie durchziehendes zweites Canalsystem gebildet wird, dessen Wandungen die Oberfläche der ursprünglichen Individuen vorstellen (Nardoa).

Bei mehr regelmässiger Anordnung der Canäle durchsetzen dieselben radienartig von der Darmhöhle ausgehend die Dicke der Leibeswände (Sycon, Dunstervillia). Wir treffen also ein Hohlraumsystem, welches aus weiteren Räumen gebildet wird, die mit grösserer Oeffnung (Ostium) ausmünden, indess zahlreichere kleinere Oeffnungen (Poren) von den Canälen zur Oberfläche leiten. Dadurch kann Wasser im ganzen Organismus vertheilt werden. Bei den minder differenzirten Formen sind diese Einrichtungen inconstant. Die Veränderlichkeit des contractilen Parenchyms lässt Canäle sich schliessen und entstehen, und bedingt so Umwandlungen des gesammten Apparates, von welchem die grösseren Räume mit den Mundöffnungen die relativ beständigsten Theile sind.

Als die bedeutendsten Eigenthümlichkeiten müssen jene erachtet werden, die in einer regelmässigen Anordnung der Ostien sich zeigen, indem diese in einen vom übrigen Canalsysteme immer mehr sich sondernden Raum führen. Fig. 9 zeigt in *A* und *B* dieses Verhältniss, wobei in *B* die Poren sich vermindert haben. Daran schliesst sich eine fernere Ausbildung des Ostium und der von ihm aus beginnenden Cavität. Wir sehen die Wan-

Fig. 9.



dungen der letzteren regelmässiger gestaltet, sogar mit einspringenden Leisten versehen, durch welche Dissepimente gebildet werden. In Fig 9 *C* ist dieser Zustand dargestellt. Endlich kann auch an diesen nicht blos eine regelmässige Anordnung auftreten, sondern ihre anfänglich schwankende Zahl wird beständig und dadurch erhalten wir eine Einrichtung, die nicht blos in ihren Grundzügen an die Verhältnisse der verdauenden Cavität der Coelenteraten sich anreiht. Bei Axinella ist ein solches Verhalten deutlich ausgesprochen. Je mehr jener centrale Raum, den wir als Magenhöhle bezeichnen wollen, differenzirt ist, desto untergeordneter ist das übrige Canalsystem. Auch an der Mundöffnung selbst ergeben sich Differenzirungen. Papillenförmige Erhebungen, durch Einschnitte in Lappen getheilt, bilden einen Tentakelkranz (Osculina). Die gesammte Einrichtung des Hohlraumsystems tritt so allmählich auf die Stufe des Gastrovascularsystems der Ko-

Fig. 9. Querschnitte durch Spongien (Schema). *v* Magenhöhle. *c* Canäle. In *A* ist das gesammte Hohlraumsystem mehr gleichartig. In *B* ist eine centrale Höhle deutlich gesondert und in *C* ist dieselbe durch Septa weiter differenzirt.

rallen. Ist diese Einrichtung bei den Schwämmen zunächst auch nur in Beziehung zur Ein- und Ausfuhr von Wasser erkannt, so ist damit doch auch zugleich die Zufuhr von Nahrungsstoffen gegeben. Zur Fortleitung des Wassers und Erhaltung einer regelmässigen Strömung dient die Wimperbekleidung, die entweder den Canälen auf grössere Strecken hin zukommt, oder auf einzelne buchtig vertiefte Stellen der Canalwandungen beschränkt erscheint (Wimperschläuche der Spongillen).

Die Beziehungen der verschiedenen Oeffnungen zur Wassereinfuhr werden von den meisten Autoren dahin bestimmt, dass die Poren in zuleitende Canäle führen. Bei manchen führen sie in einen weiten dicht unter der äussern Körperschichte gelegenen Raum, von dem wieder tiefere Canäle ausgehen. Diese sammeln sich nach verschiedenartiger Verzweigung gegen die Oberfläche im Grunde der grösseren, meist röhrenartig vorstehenden Ostien, durch welche das Wasser im Strahle ausgestossen werden soll. Nach den Angaben von Miklucho-Maclay soll durch die Ostien auch Wasser einströmen. Ist aber auch in der That die Ausfuhr durch die Ostien vermittelt, so geht daraus nur hervor, dass die Einrichtung in anderer Function steht, als der coelenterische Apparat der Korallenthiere. Dass auch morphologisch ein anderer Apparat vorliege, kann keineswegs daraus geschlossen werden. Jedenfalls sind neue und gründliche Untersuchungen nöthig, um diese merkwürdigen Einrichtungen richtig zu würdigen.

Für die Nahrungsaufnahme bei den Schwämmen kommt das Verhalten des Parenchyms in Betracht, dessen oft als halb flussig sich äussernder Zustand eine ähnliche Umschliessung der Nahrungsstoffe möglich macht, wie es vom Protoplasma der Rhizopoden bekannt ist. In Folge derselben Erscheinung finden sich oft die verschiedensten Fremdkörper im Parenchym von Schwämmen vor. Dadurch würde die eigentliche Nahrungsaufnahme erst an den Wänden des Canalsystems vor sich gehen, und letzteres diente mehr als ein zuleitender Apparat.

Kreislauforgane.

§ 45.

Die organologische Differenzirung ist für diese Apparate nicht einmal andeutungsweise vorhanden. Dieser Mangel entspricht dem Fehlen einer vom Organismus durch den Verdauungsprocess bereiteten ernährenden Flüssigkeit, durch welche die Theile des Körpers das im Stoffwechsel verbrauchte Material mittelbar wieder ersetzen. Die Ernährung erscheint vielmehr als eine unmittelbare, denn die aus der Zerlegung der Nahrungsstoffe gewonnenen Substanzen gehen sofort in das wenig oder gar nicht differenzirte Parenchym des Körpers über. Die Function ist noch nicht anatomisch localisirt, sondern wird von jedem Theile des Gesammtorganismus gleichmässig geleistet. Indem die ihrer Erscheinung nach hieher zu rechnenden Einrichtungen immer mehr einer anderen Kategorie angehörig sich herausstellten, bleibt uns nur übrig, die den Kreislauf ersetzenden Verhältnisse zu betrachten, durch welche eine Vertheilung der etwa an einer Stelle aufgenommenen Stoffe auf mechanischem Wege vollzogen wird.

Vor allem sind es die Bewegungserscheinungen der Körpersubstanz, die

hier von Belang sein können. Wenn wir von den *Rhizopoden* ausgehen, so treffen wir hier eine stete Durchmischung des Protoplasma durch die Bewegung des Körpers hervorgebracht. Mit der Bildung feinerer Fortsätze des Protoplasma wird diese Bewegung noch deutlicher, indem an den Pseudopodien eine dauernde auf- und absteigende Strömung vor sich geht, die aus der Fortleitung der Körnchen sich kund gibt. Bei einem Theile der *Spongien* wird durch das Zusammenfliessen der Formelemente wie durch den steten Wechsel der Form derselben eine ähnliche Erscheinung gegeben. Der differenzirtere Organismus der *Infusorien* zeigt jene Bewegungserscheinungen nur im Parenchym des Körpers (dem Innenparenchym STEIN's), welches durch die Lageveränderung der aufgenommenen Nahrungsmassen sich contractil erweist.

Die Körnchenbewegung an den Pseudopodien der *Rhizopoden* bietet eine der wichtigsten Lebenserscheinungen des indifferenten Protoplasma dar. Die ersten genaueren Darstellungen dieses Phänomens verdanken wir MAX SCHULTZE (Organismus der Polythalamien). Von REICHERT (A. A. Ph. 1862) wurde die Erscheinung anders gedeutet. Er erklärte die Körnchen für Contractionswellen. Das von HÄCKEL (Z. Z. 1865) nachgewiesene Vorkommen von gefärbten Körnchen (bei einer Radiolarienform: Actinelius purpureus) dürfte jeden Zweifel an der Selbständigkeit der Körnchen sowie an ihrer Bewegung gehoben haben.

Die Bewegung des Parenchyms der *Infusorien* äussert sich bei einigen (Paramaecium) als eine constante Rotation, die in ganz bestimmter Richtung vor sich geht. Sehr lebhaft ist sie bei P. bursaria, weniger energisch bei P. aurelia. STEIN hält diese Bewegung für eine passive und sieht die Ursache in einem »Nahrungsstrome«, der »von den in der Nähe des Mundes stehenden Körperwimpern erregt« wird. Allerdings stimmt die Richtung der Bewegung mit der Lage des Schlundes zusammen, aber eine befriedigende Erklärung scheint mir damit doch nicht gegeben zu sein. Da die Bewegung eine continuirliche ist, und jene Wimpern doch nicht unmittelbar auf das Parenchym wirken können, so muss doch unter der Voraussetzung der Passivität des Parenchyms etwas den »Nahrungsstrom« selbst Repräsentirendes vorhanden sein. Wasser allein, oder Wasser mit Nahrungstheilen. Ein beständiges Einströmen von Wasser ist nun durch die Beobachtung nicht nachzuweisen, und würde auch einen eben so wenig nachgewiesenen beständigen Austritt bedingen. Die Beziehung der Erscheinung auf die Strömungen des Protoplasma anderer Organismen ist demnach keineswegs aufzugeben.

Athmungsorgane. Wassergefässe.

§ 16.

Der den Process der Athmung bildende Gasaustausch zwischem dem Körper und dem umgebenden Medium wird bei den niedersten, nur aus indifferentem Protoplasma bestehenden Organismen an dem gesammten Körper gleichmässig stattfinden, da jeder Körpertheil durch die Pseudopodienbildung nach der Oberfläche gelangen kann. Die durch die Pseudopodien der Rhizopoden gegebene beträchtliche Vergrösserung der Oberfläche des Körpers ist dabei von eben so grosser Wichtigkeit als der Wechsel des Ortes,

wobei der Körper von stets neuen Massen des umgebenden Mediums umspült wird. Der den *Poriferen* fehlende Ortswechsel wird bezüglich der Erneuerung des umgebenden Mediums compensirt durch die Wasserströmung welche den Organismus der Schwämme durchzieht und durch den Cilienbesatz der Canalwandungen geregelt wird. Auch die Wimperhaare der *Infusorien*, obschon eben so gut Bewegungsorgane, spielen eine Rolle bei der Athmung, indem sie dem Wasserwechsel vorstehen.

Alle diese Einrichtungen können auf die Bezeichnung als Athmungsorgane keinen Anspruch machen, da sie mit vielen anderen Leistungen in gleicher bedeutungsvoller Beziehung stehen. Dagegen findet sich bereits bei vielen Protisten eine der Wasseraufnahme ins Innere des Körpers dienende Einrichtung, die damit bestimmtere Beziehungen zur Athmung darbietet. Im Innern des Protoplasma erscheinen Hohlräume, die mit einem Fluidum sich füllen und, nachdem sie das Maximum ihrer Ausdehnung erreicht, sich unter allmählicher Contraction wieder völlig entleeren, so dass sie in diesem Zustande verschwunden scheinen. Die Folge der Expansionen und Contractionen ist häufig der Systole und Diastole der Kreislaufscentren höherer Organismen ähnlich, eine regelmässige, rythmische. Solche c o n t r a c t i l e B l a s e n finden sich schon bei Amöben und anderen Protoplasten, so bei Difflugia und Arcella, dann bei den Flagellaten, endlich in grosser Verbreitung bei den *Infusorien*. Es ist übrigens wohl zu beachten, dass ähnliche contractile mit Flüssigkeit gefüllte Vacuolen auch bei niederen Formen des Pflanzenreiches existiren, so dass dieselbe Erscheinung durch die Protisten in die beiden grossen Reiche sich fortsetzt.

Das in den Blasen sich sammelnde Fluidum stammt aus dem Körperparenchym, und wird bei der Contraction der Blase entweder wieder dahin zurückgetrieben oder nach aussen entleert. Das letztere ist durch die Wahrnehmung feiner nach aussen gehender Communicationen wahrscheinlich geworden, es ist aber auch dabei die Aufnahme von Wasser durch denselben Weg nicht mit Sicherheit abzusprechen. Die ganze, bei den Infusorien vielfach modificirte Einrichtung zeigt sowohl in ihrer Anlage als in ihrer Bedeutung für den Organismus verwandtschaftliche Beziehungen zu dem Wassergefässsystem der Würmer. Das tritt besonders da deutlich hervor, wo die Blasen mit besonderen zuführenden Canälen versehen sind. Bald ist ein Längscanal mit der Blase verbunden (bei Spirostomum), bald besteht eine grössere Anzahl von Canälen in rosettenförmiger Gruppirung (Paramaecium).

Die pulsirenden Blasen der Amöben liegen im Protoplasma des Körpers; ihre Zahl ist verschieden. Einem Theile der Amöben fehlen sie.

Bei den *Infusorien* liegen dieselben in der Rindenschichte meist dicht unter der zarten Cuticula und zwar an constanten Stellen. Ist nur eine contractile Blase vorhanden, so liegt sie entweder vorn oder hinten; bestehen zwei, so findet sich je eine nahe an einem Körperende. Durch eine grosse Anzahl kleiner scheibenförmiger Blasen ist Trachelius ovum (Fig. 8) ausgezeichnet. Bei diesem Thiere besteht noch ein besonderer Wasserbehälter in dem vom verästelten Protoplasma durchsetzten Leibesraume, welcher gleichfalls nach aussen hin communicirt, und mit dem plötzlichen Collabiren des Thieres sein Wasser rasch zu entleeren vermag. Besondere Membranen sind weder an der Wand

der Blase noch der davon ausgehenden Canäle unterscheidbar. Wie die Blase so sind auch die Canäle nur während des Zustandes der Füllung zu erkennen. Die Contractionen der Blase und der Canäle zeigen sich in einem Wechselspiele. Bei Paramaecium erweitern sich die Canäle mit dem Beginne der Systole der Blase, und rücken mit der sich verkleinernden Blase zusammen, so dass sie, wenn letztere auf dem Höhepuncte der Systole verschwunden ist, eine sternförmige Figur bilden. Mit der Füllung der Blase erscheinen die Canäle an ihr wie kleine Ausbuchtungen, und erst bei der vollen Diastole tritt an ihnen wieder ein gleichweites Lumen auf. Die bei P. aurelia auf 8—10 beschränkte Zahl der Canäle erhebt sich bei Bursaria flava nach Stein auf 30 und bei Cyrtostomum leucas steigt sie auf eine noch höhere Zahl. Der Verlauf ist hier wellig gebogen und gegen das Ende zeigen sie Theilung. — Durch Zusammenfliessen einzelner mit Wasser gefüllter Räume auf längeren Strecken bilden sich canalartige Züge, wie z. B. bei Stylonychia (St. mytilus), die auf bestimmten Wegen gegen die contractile Blase vorrücken und sich in sie entleeren. Daran schliessen sich die gleichfalls nur zeitweise aber doch auf grösseren Strecken sichtbaren Längscanalbildungen, wie eine solche bei Spirostomum (Sp. ambiguum) vorkommt. Nach Lachmann (A. A. Ph.) soll ein solcher bei Stentor am vorderen Körperende in einen Ringcanal übergehen.

Für die Wasseraufnahme oder Abgabe thätig können auch die bei Actinosphärium vorkommenden Bewegungserscheinungen der Körperoberfläche gelten. Durch Ansammlung von Flüssigkeit bilden sich Hervorwölbungen der Oberfläche über einer oder mehreren Abtheilungen der Rindenschichte, und diese verschwinden wieder, während an anderen Stellen eine neue Ausdehnung erfolgt. Ob hier Wasser von aussen eindringt, oder solches aus dem Parenchym sich sammelt, muss unentschieden bleiben, ebenso wie die Frage, wohin das die Anschwellung bildende Fluidum gelangt.

Fortpflanzungsorgane.

§ 47.

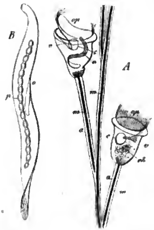
Da die Bildung von Geschlechtsorganen das Resultat einer organologischen Differenzirung ist, so wird sich das Fehlen der ersteren in den niedersten Zuständen der Organismen leicht erklären, und eben darin wird auch das Vorkommen mehrfacher Arten ungeschlechtlicher Vermehrung begründet sein. Wenn sich diese auch da noch zeigen, wo bereits eine geschlechtliche Ausbildung stattgefunden, so ergibt sich daraus eben nur die Fortsetzung einer an sich niederen Erscheinung auf höhere Zustände, und begründet noch keineswegs die Annahme, dass umgekehrt auch die geschlechtliche Vermehrung auf die niedersten Organismen ausgedehnt sein müsse. Lassen wir die Thatsachen sprechen, so muss für die *Rhizopoden* die ungeschlechtliche Vermehrung als ausschliessliche gelten. In dieser Hinsicht stehen diese Organismen tiefer als einzelne Abtheilungen niederer Pflanzen, bei denen eine geschlechtliche Differenzirung bekannt ist.

Ueber die geschlechtliche Vermehrung der Rhizopoden ist wenig Sicheres ermittelt. Einige Beobachtungen weisen bei den Foraminiferen auf die Bildung von Sprossen hin.

Bestimmter sind die Fortpflanzungsverhältnisse der *Spongien* erkannt. Hier besteht sowohl eine ungeschlechtliche Vermehrung mittelst Erzeugung von Keimen (Gemmulae), als auch eine geschlechtliche durch Eier und Samen-

bildung, (letztere bei Spongilla). Die Geschlechtsproducte entstehen in den Wandungen des Canalsystems, aus den Zellen des Parenchyms, oder wohl auch aus den Zellen der Epithelschichte. Sie werden durch die Canäle nach aussen geführt. Es fehlen also auch hier besondere anatomisch geschiedene Organe zur Erzeugung der Geschlechtsproducte.

Fig. 10.



Neben der vorzüglich durch Theilung repräsentirten ungeschlechtlichen Vermehrung besteht bei den *Infusorien* eine geschlechtliche Fortpflanzung, wobei der Nucleus und ein daneben gelagertes meist kleineres Körperchen, der Nucleolus, eine Rolle spielt. Der Kern ist ein festeres, zuweilen eine äussere Umhüllung besitzendes Gebilde von sehr verschiedener Gestalt. Er liegt in der Rindensubstanz des Körpers, oder ist, wenn tiefer ins Innere gebettet, doch von einer Ausbreitung dieser Substanz umgeben. Er ist bald oval oder rund, oder erscheint bandförmig gebogen (Fig. 10 *A n*) (Vorticellinen) oder auch sehr lang gestreckt mit regelmässigen Einschnürungen. Der Nucleolus ist vom Nucleus anscheinend nur durch geringere Grösse verschieden, erscheint aber im Laufe der Differenzirung seiner Substanz von anderem functionellem Werthe. Der Fortpflanzungsact wird in der Regel eingeleitet durch völlige oder theilweise Verschmelzung zweier Individuen. Diese Conjugation gibt die Anregung zu Veränderungen der bezüglichen Theile. Am Nucleus geht nämlich eine Theilung vor sich, welche denselben in von einander getrennte Kugeln zerlegt. Diese sollen sich zum Theil wieder unter einander vereinigen und ein Gebilde herstellen, welches durch einen neuen Scheidungsprocess die sogenannten Embryonalkugeln aus sich entwickelt, in deren Innerem ein neues Individuum entsteht. Auch der Nucleolus erleidet mit der Conjugation Veränderungen; er nimmt an Grösse zu und entwickelt in seinem Innern feine faden- oder stäbchenförmige Gebilde, die man den Samenelementen der höheren Thiere gleichstellt. Er erscheint somit als männliches Organ, während der Nucleus das weibliche repräsentirt. Die aus letzterem sich bildenden Theile mit den weiblichen Geschlechtsproducten der übrigen Thiere specieller zu vergleichen ist bis jetzt noch unmöglich, wie denn unsere Kenntnisse von den Geschlechtsverhältnissen der Infusorien von einem befriedigenden Abschlusse noch weit entfernt sind.

Fig. 10. *A*. Theil eines Stockes von *Carchesium polypinum* mit zwei Individuen. *a* Stiel, *m* darin liegendes Muskelband. *v* Vorhof des Mundes. *op* Deckel; am Rande Wimpern tragend, die bei dem einen Individuum nur an zwei Stellen bezeichnet sind. *c* contractile Blase. *ch* mit Nahrungsstoffen gemischter Leibesinhalt. *n* »Nucleus«. *B*. *Spirostomum ambiguum*. *o* Mundöffnung. *p* »Nucleus«

Die **ungeschlechtliche Fortpflanzung** bietet für die meisten Protisten grosse Uebereinstimmung. Bald ist die Weise mit der Vermehrung der Zellen übereinstimmend, bald wieder durch eigenthümliche Modificationen verschieden. Für eine grosse Anzahl ist die Encystirung, Theilung und Bildung neuer Individuen aus den Theilungsproducten das allgemeine Schema. Die Encystirung, d. h. die Bildung eines ruhenden Zustandes vor dem Theilungsprocesse, erhält sich auch noch, wo bereits Andeutungen einer geschlechtlichen Differenzirung bestehen. Als ein Beispiel für ein derartiges Verhalten soll die Fortpflanzung bei Gregarinen angeführt werden. Diese reiht sich unmittelbar an die bei vielen anderen niederen Organismen gegebenen Verhältnisse an. Eine Verbindung zweier Individuen führt unter Ausscheidung einer beide umhüllenden Cyste zur Verschmelzung der Körpersubstanz. Die Kerne beider Individuen lösen sich auf und so entsteht eine formlose feine Körner enthaltende Masse als Inhalt der Cyste. Aus diesem Cysteninhalt bilden sich alsdann zahlreiche Bläschen, welche, weiter wachsend, in sich eine Anzahl von Keimkörnern entstehen lassen, die schliesslich die ganze Cyste erfüllen. Die Keimkörner nehmen eine spindelförmige Gestalt an, und zeigen homogenes Protoplasma, das von einer festeren, jene Gestalt bedingenden Kapsel umgeben ist. Wegen ihrer Aehnlichkeit mit den als Navicellen bekannten Diatomeen hat man jene Keimkörner als Pseudonavicellen bezeichnet. (Man hat sie auch als »Psorospermien« bezeichnet, mit denen sie Aehnlichkeit besitzen, obgleich die Abstammung der besonders in den Muskeln der Fische häufigen »Psorospermien« von Gregarinen noch nicht erwiesen ist.) — Aus den Pseudonavicellen gehen amöbenartige Wesen hervor, die allmählich unter Grössenzunahme und Differenzirung einer äusseren Körperschichte zu Gregarinen sich gestalten. In diesem Entwickelungsgange ist nichts vorhanden, was auf geschlechtliche Differenzirung hinwiese, als die Verschmelzung zweier übrigens gleichartiger Individuen. Man könnte hierin den niedersten Zustand einer geschlechtlichen nur potentia gegebenen Differenzirung sehen, allein einer solchen Auffassung widerstrebt die von LIEBERKÜHN beobachtete Thatsache der Encystirung einzelner Individuen und der Production von Pseudonavicellen aus solchen. Auch ist die Conjugation nicht immer unmittelbar von dem Vermehrungsprocesse gefolgt, da manche Gregarinen von Jugend auf conjugirt erscheinen.

Für die geschlechtliche Differenzirung bei einzelnen Amöben und Verwandten bestehen manche Angaben. So führt CARTER (Ann. nat. hist. 1856) die Bildung von Samenelementen und Eiern an. Auch von beschalten Amöben (Euglypha alveolata) meldet derselbe Autor Aehnliches. Hieher gehören auch andere Angaben CARTER's über Difflugien und Arcellinen. Für die ächten Rhizopoden sind sowohl an den monothalamen als den polythalamen Foraminiferen nicht minder einzelne, bis jetzt noch nicht ganz verwerthbare Angaben bekannt geworden.

Kugelige Gebilde in den Kammern von Truncatulina hat bereits DUJARDIN gesehen. CARPENTER fand zuweilen an Theilungszustände von Zellen erinnernde Gebilde in den oberflächlichen Kammern von Orbitulites. Damit treffen im Allgemeinen die Beobachtungen von STRETHILL WRIGHT (Ann. nat. hist. 1861) zusammen, die derselbe an einer grossen Anzahl von Individuen an den Gattungen Gromia, Cornuspira, Milliola, Rotalia und Orbiculina gemacht hat. Doch können diese Beobachtungen in keiner Weise als abgeschlossen gelten.

Auch zur Feststellung der als »Sperma« betrachteten Theile, die bei Gromia als Körnchen erscheinen, bedarf es genauer Untersuchungen. Es ist also bis jetzt nur soviel sicher, dass im Rhizopodenkörper aus Differenzirungen die Keime für neue Individuen hervorgehen, womit auch die Beobachtungen von M. SCHULZE stimmen, der eine ganze Brut im Innern von Milliola (A. A. Ph. 1856) und von Cornuspira (Arch. Nat. 1861) nachgewiesen hat.

Der bei den Infusorien verbreitete Conjugationsprocess ist in ähnlicher Bedeutung

auch für manche Protoplasten wie Rhizopoden nachgewiesen. Nach Carter leitet er bei Amöben (Difflugia piriformis) im Nucleus die Bildung von Kugeln ein, die in die Leibessubstanz übertreten, und dort sich weiter vermehren, um wahrscheinlich nach ihrem Austritte aus dem Körper neue amöbenartige Individuen vorzustellen (Ann. nat. hist. 1863). Endlich ist Conjugation auch bei Actinosphaerium nachgewiesen, wo sogar drei Individuen zusammentreten können.

Was die Conjugation der Infusorien betrifft, so ist sie zunächst als eine wirkliche Verschmelzung (Concrescenz) anzusehen und nicht als eine blosse Verkittung mittelst einer abgesonderten Substanz. Die Grade der Ausdehnung der Verbindung sind verschieden, und ebenso die Flächen des Körpers, an denen sie stattfindet, so dass eine terminale, laterale und ventrale Conjugation unterschieden werden kann. Bei der nachmaligen Trennung der copulirten Individuen findet eine Neubildung von Theilen statt, die einen Beleg von der Vollständigkeit der Verwachsung abgibt. So bildet sich an den in der Trennung begriffenen Individuen ein neuer Cilienbesatz um den Mund, und es geschieht so eine Umbildung der Verbundenen. Die Conjugation ungleich grosser Individuen, die sich sonst bei gleicher Körpergrösse conjugiren, ist von Stein bei Paramaecium und Amphileptus beobachtet, auch bei den Ophrydinen und Vorticellinen ist sie nachgewiesen worden. Sie wurde früher als Knospenbildung gedeutet, wie die Conjugation gleich grosser Individuen als Theilungszustand beurtheilt wurde. Von diesen beiden Vermehrungsweisen scheint die Knospenbildung thatsächlich sehr selten zu sein (Spirochona). Die Theilung ist Längstheilung bei Vorticellinen, Ophrydinen und Trichodinen; Quertheilung bei den übrigen.

Das als Nucleolus bezeichnete Gebilde scheint nicht allen Infusorien zuzukommen. Nach Stein fehlt es den Vorticellinen, wo es nach Engelmann und Balbiani vorkommen soll, ferner bei Urostyla (U. grandis). Jenen Infusorien, die einen mehrgliedrigen oder vielzähligen Nucleus besitzen, kommt nur ein Nucleolus zu. Davon machen nur die Oxytrichinen eine Ausnahme, wo auf einen Nucleus (z. B. bei Stylonychia mytilus) zwei Nucleoli treffen.

Sowohl bezüglich der Veränderungen der als Geschlechtsapparat fungirenden Theile als auch hinsichtlich ihrer Deutung bestehen noch sehr verschiedene Meinungen. So sieht Balbiani die erste Veränderung des Nucleus in der Bildung eines hellen Bläschens, das er als Keimbläschen betrachtet. Der Nucleus ist ihm damit primitive Eizelle, aus der durch Theilung in gleichgebildete Elemente der »Eierstock« hervorgehen soll. Dasselbe Organ bezeichnet Stein als »Placenta«. Aehnliche Veränderungen soll der Nucleolus, die primitive männliche Keimzelle, erleiden, und schliesslich einen »Hoden« vorstellen. Aus der Vereinigung der durch die Nucleustheilung entstandenen Segmente entsteht nicht immer ein einzelner Körper; es kann sich nur ein Theil der Segmente zu einer keimbildenden Masse, der »Placenta« zusammenfügen, indess der Rest wieder zu einem Nucleus zusammentritt. Die Einwirkung der aus dem Nucleolus sich entwickelnden Samenelemente scheint durch eine unmittelbare Verbindung zu Stande zu kommen, wenigstens hat Stein bei mehreren Infusorien (Pleuronema chrysalis, Paramaecium aurelia, Prorodon teres und Euchelyodon farctus) »stabförmige Körperchen« im Nucleus beobachtet. Aus den »Embryonalkugeln« scheint sich bald nur je ein Embryo zu bilden, bald gehen durch Differenzirung der einen festeren zapfenförmigen Kern umgebenden Substanz mehrfache Embryonen hervor, so dass die Einrichtung mit einem knospenbildenden Keimstocke verglichen werden kann. Diese Vergleichung erhält noch dadurch eine Unterstützung, dass bei Vorticellinen, wo jenes Verhalten getroffen wird, ein Nucleolus und damit ein männlicher Apparat zu fehlen scheint. Die aus der Placenta oder den Embryonalkugeln sich bildenden Keime werden entweder bald nach aussen geführt, oder sie formen sich im Innern des Mutterkörpers in Embryonen um. Für den Austritt der Brut bilden sich in einzelnen Fällen bestimmte Canäle (Geburtscanäle nach Stein), die sogar (bei Oxytri-

chinen) in Mehrzahl vorkommen können. Die Umwandlung des als Placenta bezeichneten Gebildes in Embryonalkugeln, sowie die Entwickelung des Embryo in demselben lehrt, dass hier Vorgänge stattfinden, die nicht nach dem von den übrigen Thieren hergenommenen Maasstabe zu messen sind. Sowie es gewiss richtiger ist, von jeder Deutung der bei jenen Vorgängen auftretenden Theile als Zellen oder Kerne vorläufig Umgang zu nehmen, so ist es nach einem solchen Aufgeben der histiologischen Basis auch nothwendig, speciellere Vergleichungen der bei der Fortpflanzung auftretenden Gebilde mit den bei höheren Organismen vorhandenen Theilen zu unterlassen. Ist doch in der Erkenntniss dieser Verhältnisse noch so wenig Uebereinstimmung, dass sowohl die Samenelemente der Infusorien als auch die im Innern des Körpers befindlichen Embryonen für parasitische Organismen erklärt werden konnten.

Bezüglich der Angaben Balbiani's siehe dessen Artikel im Journal de la Physiologie 1860, 61.

Zweiter Abschnitt.

Cölenteraten.

Allgemeine Uebersicht.

§ 48.

Der wesentlichste Charakter der in dieser Abtheilung vereinigten Thiere besteht in dem Verhalten des Ernährungsapparates. Dieser stellt einen in das Körperparenchym eingesenkten Hohlraum dar, der sich entweder canalartig vertheilt, oder in weitere Räume übergeht. Diese verdauende Cavität mit ihren Nebenräumen ist, selbst wenn letztere fehlen, zugleich Leibeshöhle, da ausser dieser keine anderen Hohlraumbildungen im Körper bestehen. Wo mehrere Individuen zu Colonieen — Thierstöcken — vereinigt sind, ist das von der verdauenden Cavität ausgehende Canalsystem für alle gemeinsam, und setzt sich in die gemeinschaftliche Substanz des Thierstockes — das Cönenchym — fort. Der Körper ist aus mehr als zwei Gegenstücken zusammengesetzt, daher man die Grundform der Cölenteraten als strahlig zu bezeichnen pflegt. Nach diesem Typus ist nicht blos der Ernährungsapparat angeordnet, sondern auch alle übrigen Organe. Die in die verdauende Höhle führende Oeffnung — der Mund — lagert an einem Pole der Längsaxe.

Durch verschiedengradige Ausdehnung des Körpers in der Richtung seiner Axen entstehen Verschiedenheiten der äusseren Form, und bedeutende Modificationen ergeben sich durch eine ungleiche Entfaltung der Queraxen. Die einfachste Form wird von einem cylindrischen Körper dargestellt, an dessen einem Ende der mit einem Tentakelkranze umstellte Mund sich findet. Von dieser Form laufen drei Abtheilungen aus, die man als Classen unterschieden hat. Die erste Classe bilden die Korallenthiere, *Anthozoen*, die nicht blos als festsitzende Formen, sondern auch durch manches Andere ihrer Organisation eine niedere Abtheilung repräsentiren. Je nach der Zahl der Gegenstücke des Körpers, die sich theils in der Zahl der Tentakel, theils auch innerer Organe ausspricht, können wieder verschiedene Unterclassen unterschieden werden. Eine Abtheilung bilden die *Polyactinien*, bei denen die Grundzahl der Gegenstücke vier oder sechs beträgt, jedoch sehr häufig eine bedeutende Vermehrung durch Multipla jener Zahlen stattfindet. Hierher gehören die Familien der Antipathiden, Oculiniden, die Asträiden, Fungiden als stockbildende, feste Skelete erzeugende Formen, ferner die Cereanthiden und die Actiniden als skeletlose Formen. Eine zweite Abtheilung bilden die *Octactinien*. Die Zahl der Gegenstücke hat sich hier in der Achtzahl fixirt. Die Tubiporiden, Gorgoniden, Alcyoniden und Pennatuliden stellen einzelne Familien dieser Gruppe vor.

Die zweite Classe der Cölenteraten bilden die *Hydromedusen*. Obwohl wir hier grösstentheils freischwimmende Formen treffen, sind sie doch mit der vorhergehenden eng verbunden, und beurkunden ihre Entstehung aus festsitzenden Formen, Hydroidpolypen, dadurch, dass an vielen der letzteren die Umbildung bis zur freilebenden Meduse ersichtlich ist. Ich theile die Hydromedusen nach der Beschaffenheit ihres Schirmrandes in Craspedota und Acraspeda. Die *Craspedoten*, mit einem Segel am Schirmrande versehen, sondern sich in mehrere Ordnungen. Bei einer Anzahl der letzteren, die von Häckel als *Leptomedusen* zusammengefasst werden, bilden Polypenstöcke — die Hydroidpolypen — die Stammformen. Solche Stöcke stellen die Sertularinen, Campanularien und Tubularinen etc. vor, deren gemeinsamer Ausgangspunct wohl der im Süsswasser erhaltenen Hydra am nächsten stand. Wie letztere, so bewahrt auch ein grosser Theil der meerbewohnenden Arten noch ältere Formzustände. Bei einer grossen Anzahl dagegen ist eine höhere Differenzirung an manchen Individuen desselben Stockes bemerkbar, und indem sich diese mit einer die Colonie betreffenden Arbeitstheilung combinirt, treffen wir die Geschlechtsindividuen allmählich zu medusiformen Gebilden, und am Ende der Reihe zu sich ablösenden Medusen umgestaltet. Die Familien der Oceaniden, Sarsiaden, Thaumantiaden etc. sind hieher zu rechnen. Während aber bei allen diesen die zu Medusen sich entwickelnden Individuen des Hydroidenstockes frei werden, bleibt in einer Abtheilung die individuelle Differenzirung auf sehr mannichfachen, aber gleichfalls zur Medusenform hinführenden Stufen stehen, und dadurch kommt es zur Bildung von schwimmenden Medusencolonieen, als welche die *Siphonophoren* sich uns darstellen.

Eine andere Abtheilung der Craspedoten, die *Trachymedusen* Häckel's,

hat die Beziehungen zu niederen Organisationszuständen völlig verloren. Die Familien der Aeginiden, Geryoniden, sowie die an die nächste grosse Abtheilung sich enger anschliessende der Charybdeiden müssen hier erwähnt werden. Wahrscheinlich bilden die festsitzenden Calycozoen (Lucernarien) eine gleichfalls hieherzustellende Abtheilung, die zugleich den Stammformen der *Acraspeda* nahe stehen; denn dass auch diese aus sessilen, polypenartigen Formen hervorgingen, erweist sich noch an den Jugendzuständen mancher hier beizurechnender Gattungen. Sie repräsentiren die höchst entwickelten Formen der Medusen, von denen unter anderen die Pelagiden die mindest veränderten sind, während die Rhizostomiden durch die Modificationen des cölenterischen Apparates eine weiter differenzirte Abtheilung vorstellen.

Als dritte Classe der Cölenteraten erscheinen die *Ctenophoren*. Mit den anderen Abtheilungen hängen sie nur durch ihre Larvenzustände zusammen, ohne jedoch sessile Formen aufzuweisen. Durch Fortentwickelung des bei den übrigen Cölenteraten vergänglichen Wimperkleides, und Ausbildung desselben zu Reihen locomotorischer Plättchen bei gleichzeitiger Entfaltung des cölenterischen Apparates in eigenthümlicher Richtung, lassen sie sich von den anderen Classen ziemlich scharf abtrennen. Die niederen Formen werden in die Abtheilung der Eurystomen zusammengefasst. Höhere und zwar nach sehr verschiedener Richtung hin modificirte Familien werden als Stenostoma vereinigt.

Obgleich wir die verwandtschaftlichen Beziehungen der Poriferen zu den Cölenteraten nicht mehr bezweifeln können, halten wir sie doch von ihnen getrennt, bis es einmal möglich geworden, die, besonders in der histiologischen Differenzirung bestehende Kluft durch Uebergangsformen auszufüllen. Dass die Stammformen der Cölenteraten bestimmt der Anthozoen und der Hydromedusen, festsitzende Organismen waren, geht theils aus den Beziehungen der Hydroidpolypen, theils aus den Ammen der acraspeden Medusen hervor. Dies ist um so bemerkenswerther, als wir sonst umgekehrt die Stammform festsitzender Thiere in freilebenden Formen erkennen, ist aber gerade deshalb von Wichtigkeit, da hiedurch auf einen gemeinsamen Zustand der Urform geschlossen werden darf. Dass sich unter den Poriferen sowohl zu den Anthozoen als zu den Hydroidpolypen leitende Zustände vorfinden, ist gewiss nicht unrichtig.

Literatur. Cavolini, Memorie per servire alla Storia dei polipi marini. Napoli 1785. (Deutsch von Sprengel. Nürnberg 1813.) — Eschscholtz, System d. Acalephen. Berlin 1829. — Lesson, Zoophytes acalèphes. Paris 1843. (Suite à Buffon.) — Sars, Fauna littoralis Norvegiae I. 1846. — Frey u. Leuckart, Beiträge zur näheren Kenntniss wirbelloser Thiere. Braunschweig 1847. — Johnston, a history of the british Zoophytes. 2 vols. London 1847. — Huxley, on the anatomy and affinities of the family of the medusae. Phil. Tr. 1849. — Agassiz, L., Contributions to the nat. hist. of the Acalephae of N. Am. (Mem. of the Amer. Acad. of Arts and Sc. Cambridge 1850.) — Agassiz, L., Contrib. to the nat. hist. of the United States of North America. Vol. III. IV. 1860—62.

Ueber Hydromedusiden: Van Beneden, Mém. sur les Campanulaires de la côte d'Ostende. (Nouv. Mém. de l'Acad. royale de Bruxelles. T. XVII.) Recherches sur l'embryogénie des Tubulaires (ibid.). — Kölliker, Die Schwimmpolypen von Messina. Leipzig 1853. — Leuckart, Zoolog. Untersuch. I, Giessen 1853. — Zur näheren Kenntniss

der Siphonophoren von Nizza. Arch. f. Nat. 1854. — Gegenbaur, Beiträge zur näheren Kenntniss d. Siphonophoren. Z. Z. V. — Vogt, C., Sur les Siphonophores de la mère de Nice. Mém. de l'inst. Génèvois 1854. — Claus, Ueber Physophora hydrostatica. Z. Z. X. — Huxley, Oceanic Hydrozoa. London 1859. (R. S.) — Brandt, Ausführl. Beschreib. der von H. Mertens auf seiner Weltumsegelung beobachteten Schirmqualien. (Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg. 1833.) — Ehrenberg, Ueber Acalephen des rothen Meeres u. d. Organismus der Medusen der Ostsee. (A. B. 1835.) — Milne-Edwards, Ann. sc. nat. III. xvi. — Wagner, R., Ueber den Bau der Pelagia noctiluca und über die Organisation der Medusen. Leipzig 1841. — Forbes, Ed., a monograph of the british naked eyed medusae. London 1848. (R. S.) — Clark, H., Prodromus of the history etc. of the order Lucernaria Journ. of Bost. Soc. of Nat. hist. 1863. — Häckel, Die Familie der Rüsselqualien. Jeneische Zeitschrift Bd. I. II. (Auch unter d. Titel: Beitr. zur Naturgesch. d. Hydromedusen. I. 1865.)

Ueber Anthozoen: Rapp, Ueber Polypen im Allgemeinen und Actinien im Besondern. Weimar 1829. — Ehrenberg, Die Corallenthiere des rothen Meeres. (A. B. 1832.) — Hollard, Monographie anatomique du genre actinia. Ann. sc. n. III. xv. — Haime, J., Mém. sur le genre Cerianthus. Ann. sc. n. IV. I. — Lacaze-Duthiers, Hist. nat. des corail. Paris 1864. — Lacaze-Duthiers, Mémoires sur les Antipathaires. Ann. sc. nat. V. II. IV.

Ueber Ctenophoren: Mertens, Beob. u. Untersuch. über die Beroëartigen Acalephen. (Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg 1833.) — Will, Horae tergestinae. Leipzig 1844. — Milne-Edwards, Ann. sc. nat. IV. vii.

Integument.

§ 49.

Das Fehlen einer besonderen Leibeshöhle bedingt eine innigere Verbindung der einem Integument zuzurechnenden Gewebsschichten mit dem eigentlichen Parenchym des Körpers. Wenn wir von der allen Cölenteraten bis zu gewissen Stadien gleichartigen Entwickelung ausgehen, so finden wir, dass mit der Bildung der einfachen verdauenden Höhle die gesammte Zellenmasse des embryonalen Körpers in zwei Schichten sich theilt. Die innere auch als Entoderm bezeichnete Schichte begrenzt die verdauende Cavität und geht in alle von dieser aus sich bildenden Hohlräume über. Die äussere am Munde mit der inneren zusammenhängende Schichte, Ektoderm, gibt für vielfache Differenzirungen den Ausgang und bildet zugleich durch geweblichc Differenzirungen die Stützapparate des Körpers, sowie auch die Muskulatur. Als selbständige Integumentschichte kann daher nur der Epithelialüberzug betrachtet werden, indess die unter ihm gelegene Muskulatur ebenso den Binnentheilen angehört. Die Epithelien bilden meist einfache Zellenlagen. Vielfach erhält sich auf ihnen der allen aus Eiern sich entwickelnden Larven zukommende Wimperbesatz. Er bekleidet aber dann nur einzelne Theile der Oberfläche und hat mit der Volumsvergrösserung seine Bedeutung für die Locomotion aufgegeben. Nur in einer einzigen

Classe, bei den *Ctenophoren*, erhält sich diese Beziehung. Statt der allgemeinen Bewimperung der Larve bilden sich den Körper in Längsreihen besetzende Cilien, welche durch Auswachsen in die Länge und Breite in bewegliche Schwimm- oder Ruderplättchen sich umgestalten. Die Plättchen sind mit der breiteren Basis dem Körper verbunden und nur an dieser Stelle äussert sich die vom Willenseinflusse des Thieres abhängige Contractilität, während der übrige grössere Theil der Plättchen rigid erscheint. Meist sind acht Reihen solcher Plättchen vorhanden, die als Ruderorgane thätig sind. Als eigenthümliche Modificationen der Epithelelemente sind die bei allen Cölenteraten verbreiteten Nesselzellen anzusehen, feste in Zellen entstehende Kapseln (Fig. 11 *B*), welche in ihrem Innern einen elastischen, spiralig zusammengerollten Faden enthalten (*A*), der meist bei Berührung der Kapsel als starres Gebilde nach aussen hervortritt. Diese Nesselkapseln finden sich bald einzeln bald in Gruppen, am reichlichsten an den Tentakelbildungen vor, und zeigen zuweilen eine sehr regelmässige Anordnung. Oft geht diese in ausserordentlich complicirte Einrichtungen über, wie z. B. an den Nesselknöpfen der Siphonophoren.

Fig. 11.



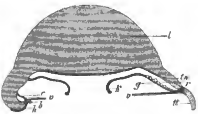
Die Epithelschichte bietet auch eine secretorische Thätigkeit, durch welche mehr oder minder den Körper umschliessende Gehäuse geliefert werden. Obgleich diesen auch die Bedeutung von Stützorganen zukommt, können sie doch hieher gezählt werden. Diese Gehäusebildungen finden sich unter den Hydroidpolypen verbreitet. Sie werden aus einer festen, dem Chitin nahestehenden Substanz gebildet, und erscheinen häufig mit mannichfaltigen Sculpturen. Besonders bei den in Colonieen vereinigten Hydroidpolypen finden sich solche röhrenförmige Gehäuse, die bald nur auf den festsitzenden Theil des gemeinsamen Stockes beschränkt sind (Hydractinia), bald sich über die Verzweigungen des Stockes fortsetzen (Tubularia, Eudendrium, Pennaria), bald auch auf die Einzelthiere selbst (Campanularia, Sertularia). Dadurch vermag der weiche Polypenstock sich weiter emporzuheben, es werden Stützorgane gebildet, die je nach ihrer Ausdehnung verschiedengradigen Werth besitzen und zugleich bei der Befestigung des Stockes von Belang sind.

Bei den *Medusen* wird der grösste Theil des scheiben- oder glockenförmigen Körpers von einer gallertigen, durchscheinenden Substanz gebildet, deren Ausdehnung und Gestalt für die Formverhältnisse des Körpers maassgebend ist. Da an ihrer Entstehung auch die Epithelschichte betheiligt erscheint, so wird dadurch, wie durch die oberflächliche Lage, diesen Bildungen eine Stelle beim Integument angewiesen. Diese sogenannte »Gallert-

Fig. 11. Verschiedene Formen von Nesselzellen. *A* Nesselzellen von *Corynactis*, 1. mit dem spiralig aufgerollten Faden, 2. mit ausgestrecktem Faden. *B C* Nesselzellen von Siphonophoren mit ausgestrecktem, theilweise mit Häkchen besetztem Faden. *D* Nesselzellen von Medusen; Faden noch eingerollt, bei der einen noch nicht differenzirt.

scheibe« der Medusen ist in sehr verschiedenem Maasse ausgebildet. Bei einigen (Medusen von Clavatella und Eleutheria) ist sie ganz gering entwickelt, so dass die Thiere dadurch polypenartig gestaltet erscheinen, und auch aus diesem Verhalten einen Einfluss auf die Körperform erkennen lassen. Die Gallertscheibe ist bei den niederen Medusen entweder völlig homogen oder von feinen Fasern durchsetzt, die vom Ektoderm zum Entoderm verlaufen. Sie ist damit eine Differenzirung zwischen jenen beiden primitiven Leibesschichten (Fig. 12 *l*). Bei den höheren Medusen schliesst sie ausser faserigen Gebilden auch Zellen ein, so dass sie histiologisch dem gallertigen Bindegewebe sich unterordnet. Bezüglich der Ausdehnung dieser Gallertscheibe besteht zwischen den niederen und den meisten höheren Medusen ein beträchtlicher Unterschied. Die ersteren besitzen sie nur zwischen Subumbrella und der gewölbten Oberfläche. Das Gastrovascularsystem liegt nur an der Unterfläche der Gallertscheibe, und wo, wie bei Tima; den Geryoniden und anderen, der Gallertschirm sich weit über die Mündung der Glocke hinaus zu einem Magenstiele verlängert, findet sich der Gastrovascularapparat stets in dem gleichen Verhalten. Bei den höheren Medusen scheint das nur noch theilweise zu bestehen. Die Mehrzahl zeigt den Gallertschirm unmittelbar in die pfeilerartigen den Magen umgrenzenden Mundarme fortgesetzt, so dass die Räume des cölenterischen Systems zwischen diese Fortsätze hindurch tretend, nicht mehr blos unter dem Gallertschirme, sondern vielmehr in demselben liegen. Eine in Lage und Bau der Gallertscheibe der Medusen entsprechende Schichte ist auch bei den *Lucernarien* erkannt. Bei den *Ctenophoren* ist ähnliches Gewebe gleichfalls vorhanden, allein in anderen Beziehungen zum Körper, indem es hier nicht einseitig über dem Gastrovascularapparate, sondern um denselben entwickelt ist.

Fig. 12.



Die als »Nesselkapseln« aufgeführten Gebilde sind keineswegs auf die Cölenteraten beschränkt, sie kommen auch bei Würmern und Mollusken vor. Bei den Cölenteraten werden sie auch im Entoderm getroffen. Ihre Form ist für die einzelnen Arten und da wieder für bestimmte Körpertheile verschieden. Der im Innern der Kapsel zusammengeknäuelte oder spiralig aufgerollte Faden wird von einem langen Schlauche gebildet, dessen Innenwand mit feinen starren Härchen besetzt ist. Derselbe geht am Aussenende der Kapsel unter doppelter, die Axe der Kapsel einnehmender Invagination in die Kapsel continuirlich über, und stülpt sich bei Berührung der Kapsel nach aussen um, so dass dann die Härchen meist in einer spiraligen Anordnung auf seine Aussenfläche zu liegen

Fig. 12. Schema eines Verticalschnittes durch eine erwachsene *Cunina rhododactyla*. rechts durch eine radiale, links durch eine interradiale Verticalebene geführt. *b* Randbläschen. *c* Ringcanal. *g* Zeugungsstoffe. *h* Mantelspange. *k* Magen. *l* Gallertscheibe. *r* Radialtasche. *tt* Tentakel. *tw* Tentakelwurzel. *v* Velum. (Nach E. Häckel.)

kommen. Die fadenförmigen ausgestülpten Schläuche bringen durch den, wie es scheint, ätzenden flüssigen Inhalt der Kapsel bei Berührung empfindlicher Hautstellen nesselnden Schmerz hervor. Ueber den Bau dieser Apparate ist zu vergleichen: Möbius, Abhandl. d. naturw. Vereins zu Hamburg V. 1. 1866. — Die einmal in Action getretenen Nesselfäden werden durch stets sich entwickelnde neue ersetzt. Die Epithellage bietet daher an solchen Stellen in der Regel mehrfache Schichten, von denen nur die äusserste völlig entwickelte Kapseln enthält. Am reichlichsten sind die Tentakel und Fangfäden der Hydromedusen wie der Corallen damit ausgestattet. Bei den Siphonophoren bilden sie an den Fangfäden eigenthümliche in mehrere Reihen geordnete Gruppen (Nesselbatterien), die mit einem besonderen Muskelapparat in Verbindung stehen. — Eine eigenthümliche Verwendung erhalten die abgestossenen Nesselfäden bei Cerianthus, wo sie, durch eine erhärtende Kittsubstanz unter einander verbunden, einen gehäuseartigen Ueberzug herstellen.

Der Uebergang der Schwimmplättchen der Ctenophoren in Cilien ist bei einzelnen Gattungen deutlich nachweisbar. Die Plättchenreihen setzen sich allmählich in eine cilientragende Linie fort. Bei der ersten Entwickelung sind nur vier Reihen vorhanden. So berichten Mc. Crady, Proceed. Elliot. Soc. Charleston I. Str. Wright, Edinb. phil. Journ. X). Bei Cestum bleiben diese vier Reihen die einzigen. Nach Semper (Z. Z. IX) entstehen an dem unbewimperten Körper von Eucharis multicornis acht Reihen von Schwimmplättchen. Dass bei jungen Ctenophoren auch feine Cilien vorkommen, scheint nicht zu bezweifeln zu sein. Die Veränderung der Schwimmplättchen vom frühesten zu dem ausgebildeten Zustande führt auch eine Theilung mit sich, wenn die Verbreiterung nicht etwa durch ein Hervorsprossen eines Plättchens an den Seiten des ersten vor sich geht. Jedes Schwimmplättchen zeigt seinen freien Rand vielfach eingeschnitten, zuweilen bis an die Basis hin, und wird dadurch kammförmig gestaltet.

Die Gallertscheibe der Medusen ist da, wo sie völlig homogen erscheint, als ein Abscheideproduct einer Epithellage anzusehen. Das gilt auch da noch, wo sie von Fasern senkrecht durchsetzt wird. So verhält sie sich bei Craspedoten, namentlich bei allen medusiformen Gebilden der Siphonophoren (den Schwimm- und Deckstücken wie den medusiformen Geschlechtsindividuen). Vergl. Claus, Z. Z. XII. Bei den höheren Medusen (Acraspeda), deren Gallertscheibe ein Fasernetzgerüste und Zellen aufweist, kann jene Beurtheilung nicht mehr gelten. Es zeigt sich jedoch hier die enge Verwandtschaft von Cuticularbildungen mit Bindegewebe, und man hat sich dieses Verhältniss so vorzustellen, dass in einem Falle von den bezüglichen Zellenschichten eine gleichartige Substanz secernirt wird, indess im zweiten Falle entweder Differenzirungen dieser Substanz jene Fasern bilden, oder solche von Fortsätzen von Zellen der Epithelschichte ausgehen. Endlich treten Elemente, die ursprünglich der Matrix angehörten, in die damit zur Intercellularsubstanz gewordene Schichte über, und lassen den Gallertkörper in die Gruppe der Bindesubstanzen sich reihen. (Näheres über den feineren Bau bei Virchow, Arch. f. path. Anat. VIII. u. M. Schultze, Arch. A. Ph. 1856.)

Das Vorkommen eines der Gallertscheibe der Medusen ähnlichen Gebildes bei den *Lucernarien* lässt die verwandtschaftlichen Beziehungen deutlich erkennen. Das Gewebe der Gallertscheibe beschränkt sich nur bei den Hydromedusiden vorwiegend auf die Scheibe oder den Mantel des Thieres. Bei einzelnen bildet er einen von der Mitte der Unterfläche ausgehenden Zapfen, welcher den Magen trägt. Ansehnlich ist diese Verlängerung bei den Geryoniden, wo sie einen den Schirmrand weit überragenden Stiel bildet, der mit einem in der Magenhöhle liegenden konischen Fortsatze endigt. Das sowohl nach Gewebe als nach Beziehung zum cölenterischen Apparate verschiedene Verhalten der Gallertscheibe der höheren Medusen im Vergleich mit den niederen begründet die Vermuthung, dass beide Abtheilungen in phylogenetischer Beziehung selbständig erscheinen. In dem Verhalten von beiderlei Gallertscheiben sprechen sich nur

Aehnlichkeiten aus, und ich nehme Anstand sie als Homologa zu erachten. Die Verschiedenheiten der polypenförmigen Stammformen beider Abtheilungen dienen zur weiteren Begründung dieser Auffassung.

Stütz- und Bewegungsorgane.

Skelet.

§ 50.

Stützorgane des Körpers der Cölenteraten kommen entweder durch äussere Abscheidungen von Seiten des Integumentes zu Stande, oder durch Differenzirungen des Gewebes des Körpers, oder endlich durch Ablagerungen fester unorganischer Substanzen im Körper. Der ersterwähnte Zustand trifft für die Hydroidpolypen, und ist bereits oben beim Integumente erwähnt. Der zweite liefert zum Theil die gleichfalls bereits oben berücksichtigten Gallertgewebe der Medusen, die als formgebende Theile des Körpers auch den Stützgebilden beizuzählen sind, zum Theil bedingt er noch andere hieher gehörige Einrichtungen.

Bei den *Anthozoen* zeigen die in Colonien vereinigten, in dem gemeinsamen Parenchym des Stockes (dem Cönenchym) die niedersten Formen der Stützgebilde, die nicht durch besondere Gewebe geliefert sind, wenn auch dabei Intercellularsubstanzen grosse Bedeutung erlangen. Noch mehr wird aber durch Ablagerung von Kalksalzen eine Skeletbildung erreicht. Diese erfolgt entweder in bestimmt geformten Depositionen (Fig. 13), welche durch die Weichtheile des Körpers zerstreut sind (Fig. 18), oder sie bildet zusammenhängende Massen, die wieder je nach Art ihrer Bildung zweifache Zustände darstellen. Die Kalkkörper (Spicula) lagern immer in dem bindegewebigen Theile des Parenchyms, und sind von mannichfaltiger Gestaltung. Sie besitzen eine organische Grundlage, die nach Entfernung des Kalkes die Form der Spicula wiedergibt. Die zusammenhängenden Skeletbildungen kommen entweder durch Vereinigung von Spiculis zu Stande, wobei eine erhärtende organische Substanz die Verbindung besorgt, z. B. Corallium, oder sie entstehen durch unmittelbare Verkalkung einer in der Axe des Cönenchyms liegenden abgesonderten Hornsubstanz, ohne dass Spicula vorhanden wären. Ist die organische Substanz vorwiegend, so bilden sich hornartige Axenskelete, wie bei den Gorgoniden und Antipathiden. Diese Axenskelete beschränken sich bald nur auf den Stamm der Colonie, wie bei den Pennatuliden, wo sie im Schafte des Stockes liegen, oder sie dehnen sich über

Fig. 13.



Fig. 13. Kalkspicula von *Alcyonium*.

alle Verästelungen des Stockes aus (Fig. 14). — An die Axenskelete schliesst sich eine andere Form an, die durch allmähliche Verkalkung des Körperparenchyms entsteht, ohne dass die Abscheidung einer organischen Grundlage, die einen Träger der Verkalkung abgibt, dabei besonders betheiligt wäre. Solche Skelete bilden die Kalkgerüste der Enallonemata (Fungien, Asträen, Madreporen), der Tubiporen. In der ganzen Erscheinung dieser Gerüstbildung kann eine Fortsetzung und Ausbildung der bereits bei den Schwämmen unter den Protozoen getroffenen Skelete erkannt werden.

Fig. 14.



Schon bei den Hydroidpolypen bilden unter der äusseren Muskelschichte gelagerte Zellen durch Abscheidung einer Intercellularsubstanz ein Gerüste, welches namentlich in den Tentakeln deutlich ist. Auch bei den Medusen spielt dieses Gewebe eine Rolle, und kann sogar, wie Häckel (für die Geryoniden und Aeginiden) dargelegt hat, unter Bildung reichlicher Intercellularsubstanz in Knorpelgewebe übergehen. So findet sich bei den vorerwähnten Medusen ein Knorpelring am Rande der Scheibe, der als ein selbständigeres Skelet dieser Thiere zu betrachten ist, und wohl allen craspedoten Medusen zukommen dürfte. Durch diesen Ring wird dem Schirmrande die Kreisform gewahrt und den dort befindlichen Organen eine Stütze geboten.

Endlich ist hier noch eine eigenthümliche, bei Siphonophoren vorkommende Bildung zu erwähnen, die zu einem ganz besonderen Gerüste führt. Es sind dies die sogenannten Schalen der Porpiten und Velellen, die den chitinwandigen Luftbehältern anderer Siphonophorenstöcke entsprechen, und durch Auswachsen in die Fläche (bei Porpiten), oder in die Fläche und Höhe (bei Velellen) entstanden sind. Diese Ausdehnung erfolgt unter gleichzeitiger Theilung des luftführenden Binnenraumes durch senkrechte Scheidewände in zusammenhängende Kammern. Der Luftbehälter stellt dann eine runde oder längliche Scheibe vor, die als Stütze des an der Unterfläche entwickelten Stockes dient.

Für die Hydroiden ist noch Verkalkung des Cönenchyms bei den Milleporiden anzuführen, wodurch ein Anschluss an die gleichartigen Zustände der Anthozoen geboten wird. —

In welcher Weise das bis jetzt erst bei den Medusen bekannte Stützgewebe sich bei den übrigen Cölenteraten namentlich bei den Hydroiden verhalte, ist noch zu ermitteln. Aus den Darstellungen von Agassiz geht wenigstens hervor, dass grosszelliges Gewebe

Fig. 14. Stock von *Corallium rubrum*. *aa* die feste verkalkte Axe, bei *b* noch von den Weichtheilen (dem Sarcosom oder Cönenchym) überzogen, in welche die einzelnen Thiere eingesenkt sind. *c* solche mit ausgebreiteten Tentakeln. *d* zurückgezogene Thiere.

(blasige Bindesubstanz) bei den Tubularinen verbreitet ist. — Die Bedeutung des bei Medusen (Geryoniden und Aeginiden) vorhandenen Knorpelringes, erhellt aus seiner Lagerung zu benachbarten Organen. Er nimmt mit einer rinnenförmigen Vertiefung den Nervenring auf, trägt die Randbläschen, bietet eine Unterlage für den Randcanal des Gastrovascularapparates, und dient dem Velum zur Insertion. Vom Knorpelring aus erstrecken sich noch besondere spangenförmige Fortsätze (die Mantelspangen nach Häckel) um den Rand des Schirmes in radialer Richtung nach aussen. (Vergl. oben Fig. 12.) Sie entsprechen in ihrer Zahl den Randbläschen (vergl. unten: Sinnesorgane). Bei Glossocodon fehlen die Spangen. Das in seinem Baue an den Knorpel sich anschliessende Stützgewebe bildet unter den Medusen bei den Aeginiden und Trachynemiden die Grundlage der Tentakel, die dadurch ihre Beweglichkeit einbüssen. Bei den Aeginiden (Cunina) setzt es sich als kegelförmige Tentakelwurzel in der Gallertmasse des Schirmes und lagert (Fig. 12 *tw*) bei Cunina auf der obern Wand einer Magentasche. (Vergl. Häckel, Hydromedusen.)

Bezüglich des Skeletes der Anthozoen ist zu bemerken, dass Kalkspicula ihre Verbreitung nur bei den Octactinien besitzen, doch fehlen sie auch hier einigen Gattungen (Cornularia, Lygus). — Die Verschiedenartigkeit der bei den Octactinien verbreiteten Axenskelete entspringt entweder aus dem Verhalten der in der Axe des Cönenchyms befindlichen Kalkspicula zu der sie umschliessenden organischen Substanz, und aus dem Zustande der letzteren, oder aus dem gänzlichen Mangel von Kalkkörpern in der Axe. Die organische Substanz, welche die entweder verkalkende oder auch blos Kalkspicula einschliessende Grundlage des Axenskeletes abgibt, ist in einem sehr differenten Zustande bezüglich ihrer Festigkeit. Sie ist bald weich und biegsam, bald fest, hornartig. Aus letzterem Verhältnisse hat man sie auch als »Hornsubstanz« bezeichnet, obgleich sie in chemischer Hinsicht aus einem dem Chitin nahe verwandten Körper besteht. Fast rein hornige Axen, die als Ablagerungen im Cönenchym entstehen, besitzen die Gorgoniden und Antipathiden. Von diesem einfacheren Zustande aus lassen sich die verschiedenen Verhältnisse des Axenskelets anderer Octactinien beurtheilen und ableiten.

Indem die Hornaxen der Gorgoniden eine durch leistenförmige Vorsprünge und Lamellen unebene Oberfläche besitzen, geht das Skelet damit allmählich ins Cönenchym über. Durch Kalkeinlagerungen in die zwischen den Horn-Lamellen befindlichen Fächer entstehen die Skelete von Plexaurella. Aehnliche Kalkeinlagerungen unter gleichzeitiger Verkalkung der das Fächerwerk bildenden Hornsubstanz, zeichnen Juncella aus. Concentrisch geschichtete aber durchaus verkalkte Hornsubstanz besitzt Gorgonella, während dieses Verhalten bei Primoa nur die inneren Parthien des Skeletes betrifft, und in den äusseren, Kalklamellen mit verkalkten Hornschichten abwechseln. Die einfachen Kalklamellen zeigen in diesen Fällen eine krystallinische Beschaffenheit, und weder in sie noch in die verkalkten Hornschichten gehen Kalkspicula ein. Letztere Theile spielen dagegen bei anderen eine Rolle. Sie finden sich in die unverkalkte Hornsubstanz eingeschlossen in den biegsamen Axenskeleten von Sklerogorgia. Die in weiche und feste Abschnitte gegliederten Skelete von Melithaea und Mopsea zeigen an ersteren geschichtete Hornsubstanz — an letztern durch eine verkalkte Zwischensubstanz verkittete Kalkspicula. Dieselbe Structur wie diese festen Gliedstücke besitzt das Axenskelet von Corallinum. Dagegen sind die festen Gliedstücke des Skeletes von Isis ohne Kalkspicula und bestehen aus dichten concentrischen Lamellen einer verkalkten Grundsubstanz die von radiären Lamellen durchsetzt wird. Die hornigen Zwischenglieder besitzen den lamellösen Bau der Gorgonienaxe. — Das einfache Axenskelet von Pennatula besteht aus verkalkter Hornsubstanz mit weichen Radialfasern. Diese verschiedenartigen Differenzirungen zeigen sämmtlich viel Gemeinsames, und es ist nur die Betheiligung oder der Mangel von Kalkspiculis, das Ueberwiegen oder das Zurücktreten der weichen oder der verkalkten Hornsubstanz, und endlich die wechselnden Verhältnisse von krystallinischen zu spärliche

Grundsubstanz gebundenen Kalkmassen, wodurch die Variationen bedingt sind. Auch in dem Auftreten von zweierlei Gliedstücken an einem und demselben Skelete ist ein Uebergangszustand ausgedrückt. Von diesem nur im Innern des Cönenchyms auftretenden Skeletbildungen sind die Gehäuse der Tubiporen verschieden. Es scheint hier die Verkalkung nur in den äusseren Körperschichten stattzufinden, so dass dadurch von je einem Individuum gebildete Röhren entstehen, die aber in verschiedenen Höhen durch horizontale Lamellen unter einander vereinigt sind. — Die Skelete der *Polyactinien* lassen diese Differenzirungen nicht mehr erkennen, und die bei den Octactinien weiche Gerüste liefernde »Hornsubstanz« scheint hier gänzlich zu fehlen. Der das Gewebe des Körpers ergreifende sklerosirende Prozess schreitet, von dem festsitzenden Fusstheile des Thieres beginnend (Fussplatte) auf die Leibeswandung über, bildet hier eine äussere solide Wand, oder geht von dieser oder auch ohne solche auf die radiären Septa der Leibeshöhle über, so dass diese im Kalkgerüste in ihrer Anordnung und ihren Zahlenverhältnissen genau ausgedrückt sind. In demselben Maasse als die Verkalkung fortschreitet, findet ein weiteres Wachsen des weichen Körpers statt. Bei grösserer Ausdehnung des Vorganges scheint sich der Körper durch Bildung von gleichfalls verkalkenden Querscheidewänden, welche die radiären Plättchen unter einander verbinden, von dem bereits vollständig sklerosirten Theile in regelmässigen Absätzen zu scheiden. Bei den coloniebildenden Polyactinien ist der Vorgang wie beim Einzelthiere. Mit der Sprossung neuer Individuen setzt er sich allmählich auf diese fort, und so entstehen die verzweigten Stöcke der Madroporen, Oculiniden u. s. w. Ueber das Verhalten der Gewebe beim Verkalkungsprozess ist nichts näheres bekannt. Ueber die Bildung und Formen der festen Polyparien vergl. Milne-Edwards u. J. Haime Recherches sur les polypiers Ann. Sc. n. III. IX—XVI.

Die mannichfaltigen Axenskelete und Kalkkörper der Octactinien sind von Kölliker (Icones hist. II) beschrieben worden.

Die durch die Skeletbildungen sich äussernden Beziehungen der Anthozoen zu den Poriferen werden dadurch nicht beeinträchtigt, dass die Substanz der Stützorgane nicht dieselbe ist, und bei den Anthozoen vorwiegend aus Kalk besteht. Der Nachweis von Kieselspiculia bei Anthozoen (Solanderia, aus der Familie der Gorgoniden, s. Möbius Acad. Leop. Car. XXIX) lässt die Schranken hinfällig werden, die man bisher durch die exclusive Vindicirung dieser Gebilde für die Schwämme, zwischen letzteren und Anthozoen errichtet hatte. Das gilt natürlich unter der Voraussetzung, dass die genannte Gattung in der That den Gorgoniden angehört.

Die Beziehungen der Scheibe der Velelliden zu dem Luftbehälter anderer Siphonophoren, sowie die Entwickelung der ersteren bei Leuckart, Arch. f. Nat. 1854, ferner Huxley, Hydrozoen. S. 113.

Muskulatur und Bewegungsorgane.

§ 51.

Differenzirtes Muskelgewebe ist bei allen Cölenteraten vorhanden, und zeigt sich vorzugsweise mit dem Integumente in Verbindung, in der Anordnung seiner Elemente mannichfachen Verschiedenheiten unterworfen. Bei den *Hydroiden* (von Hydra abgesehen) bilden die Muskelfasern eine dünne, oft schwer unterscheidbare Schichte unter dem Epithelüberzuge des Körpers, die auch auf die Tentakel übergeht. Bei den Medusen bilden sie eine an der Unterfläche des Schirmes (als Subumbrella) entwickelte Schichte, die bei den Acraspeden eine complicirte Anordnung ihrer Fasern zeigt, indess sie bei den Craspedoten eine einfache Ringfaserlage bildet, zu

der vornehmlich in der Nähe der Radialgefässe des Gastrovascularsystems noch radial verlaufende Fasern kommen. Sie setzt sich bei letzterem von da aufs Velum fort, an welchem noch eine untere continuirliche Lage von Radialfasern hinzukommt. Von der Subumbrella aus tritt die Muskelschichte auf den Magen über, indem sie, falls letzterer auf einem besonderen Stiele sitzt, auch diesen überkleidet. Längs- und Ringfaserschichten von Muskelfasern gehen auch auf die Tentakel über, und zwar scheinen beide vorwiegend den hohlen Randfäden zuzukommen. Dass die medusiformen Individuen der *Siphonophoren* die gleichen Einrichtungen des Muskelapparates besitzen, bedarf keiner besonderen Erwähnung, aber zu bemerken ist, dass hier auch dem Stamm der Colonie eine entwickelte Muskulatur zukommt. — Bei den *Ctenophoren* lagern Muskelfasern gleichfalls unter der Oberfläche, und zwar den Reihen der Schwimmplättchen entsprechend, doch stehen sie nicht in directer Beziehung zur Locomotion, da sie nur Gestaltsveränderungen des Körpers zu Stande bringen.

Am reichlichsten erscheint die Muskulatur bei den *Anthozeen* entwickelt. So wird bei den Actinien die festsitzende Sohle des Körpers vorwiegend von Muskeln gebildet und am übrigen Körper sind Ring- und Längsfaserschichten unterscheidbar, sowie diese auch auf den Tentakelapparat sich fortsetzen. Bei den stockbildenden Anthozoen scheinen die Körper der Einzelthiere gleichfalls Ring- und Längsmuskeln zu besitzen, und auch das weiche Cönenchym scheint contractil, indem die dasselbe durchziehenden Canalnetze des Gastrovascularsystems von Muskelfasern begleitet werden.

Die Muskulatur der Cölenteraten besteht aus langen sehr feinen Fasern, die bis jetzt nur von den Hydromedusiden näher bekannt sind, bei Hydra sind Muskeln noch nicht nachgewiesen. Bei Medusen und Siphonophoren besitzen sie eine deutliche Querstreifung. (Ueber den feinen Bau der Muskelfasern der Medusen vergl. Brücke [S. W. Bd. 48], der zwei verschiedene Formen der contractilen Elementartheile unterscheidet.)

Die locomotorischen Apparate kommen auf sehr mannichfaltige Weise zu Stande. Für die ersten Larvenstadien dienen die am Körper befindlichen Wimperhaare als locomotorische Werkzeuge. Solche bestehen bei allen aus dem Eie hervorgehenden Jugendzuständen in fast gleichartigem Befunde an der sogenannten Planula-Form, die mit den Embryonen der Poriferen übereinstimmt. Wenn diese Haare als allgemeiner Ueberzug des Körpers in einzelnen Fällen (bei Ctenophoren vergl. oben S. 119) fehlen, so sind die dafür sprossenden Ruderplättchen als homologe Gebilde anzusehen, und es bleibt den Rippenquallen der embryonale Bewegungsapparat, in besonderer Richtung differenzirt, auch im ausgebildeten Zustande. Das Wimperkleid ist auch bei Medusen (Trachynema, Aeginopsis), bei schon differenzirtem Körper noch Bewegungsorgan. (Vergl. J. Müller A. A. Phys. 1851. S. 252. und meine Abhandlung zur Lehre vom Generationswechsel etc. Würzb. 1854.)

Für die Muskulatur der Ctenophoren ist die Angabe von Agassiz bemerkenswerth, dass ausser den die Radialcanäle begleitenden Muskelzügen noch interradiale Züge bestehen, die mit den ersteren durch Querbündel in Verbindung stehen. Ausser diesen oberflächlich gelagerten Muskeln kommen nach Kölliker (Ic. hist. II. S. 110) noch Muskelfasern vor, welche die gallertige Bindesubstanz des Körpers in verschiedener Richtung durchsetzen.

Bei den Medusen ist es die Muskulatur der Subumbrella, welche durch wechselnde Contraction und Erschlaffung des Schirmes die Locomotion bewirkt. Die Ausdehnung

dieser Muskelschicht an der Concavität des Schirmes wird mehrfach beschränkt durch den vom Magen eingenommenen Raum bei Aequoriden und bei den Aeginiden. Bei den letzteren stellt die Muskelschichte einen verhältnissmässig schmalen Saum vor. Indem die Muskulatur, vom Rande des Schirmes aus als eine kreisförmige Membran vorspringend, das Velum bildet, auf welches nur die Epithellagen sich fortsetzen, erscheint das Velum als eine Differenzirung der Subumbrella, und zeigt sich auch in seiner Beziehung zur Locomotion in diesem Verhältnisse. Das Velum kommt allen niederen Medusen zu; sowohl den mit den Hydroidpolypen genetisch verbundenen, als auch den Geryoniden und Aeginiden, die bis jetzt keine Beziehung zu den Hydroidpolypen nachweisen liessen. Es ist aber die unmittelbare Fortsetzung des Schirmrandes, und dadurch unterscheidet sich diese Bildung von dem Velum, das bei einigen höheren Medusen getroffen wird. Nach den Beobachtungen von Fr. Müller (Abhandl. d. naturf. Ges. zu Halle V.) findet sich ein Velum bei den Charybdeiden; von Agassiz ist es für Aurelia nachgewiesen worden. Hier setzt sich der Schirmrand noch über das Velum hinaus in lappenartige Anhänge fort (Aurelia) oder bildet breite pfeilerartige Fortsätze, die das Velum weit überragend, die Randfäden entspringen lassen (Charybdia, Tomoya). Das Velum ist hier also nicht Randmembran in dem Sinne wie bei den niederen Medusen. Obwohl diese Zustände aus den bei niederen Medusen gegebenen abgeleitet werden können, indem sie auf eine Weiterentwickelung eines Theiles, nämlich des das Velum tragenden Randes, und einer Verkümmerung eines andern Theiles, nämlich des Velums, beruhen, so kann doch in der bestehenden Verschiedenheit des Randes eine Eigenthümlichkeit beider grossen Abtheilungen der Medusen erkannt werden. Ich habe darauf hin die zwei von Eschscholtz nach dem Geschlechtsapparat, von Ed. Forbes nach den Randkörpern unterschiedenen Gruppen als Craspedota und Acraspeda bezeichnen zu dürfen geglaubt (vergl. Z. Z. VIII.) und bin auch jetzt noch der Meinung, dass das Auffinden eines Velums bei jenen höhern Medusen die Unterscheidung beider Abtheilungen nach dem Verhalten des Schirmrandes nur wenig stören mag. Es ergibt sich hier, dass ein Zustand der für eine niedere Form von hoher Bedeutung ist, in einer höhern nicht sofort vollständig schwindet, sondern noch, wenn auch nur in vereinzeltem Vorkommen und mit geringerem Werthe (wie die unansehnliche Breite des Velums bei Aurelia zeigt) fortbestehen kann. —

An den Stöcken der *Siphonophoren* ist eine Anzahl von medusiformen Individuen mit der Ortsbewegung betraut. Diese locomotorischen Individuen zeigen den Bau der niederen Medusen, wenn auch die äussere Form sehr abweichende Sculpturverhältnisse bietet, und zeichnen sich durch tiefconcave Subumbrella und ansehnliches Velum aus. Einigen Familien fehlen sie. Zwei solcher »Schwimmstücke« besitzen die Diphyiden (Fig. 22. *A. m. m.*). Eine grössere Anzahl in spiraliger Anordnung, oder in dieser in Form einer Doppelzeile gereiht, besitzen die Physophoriden (Fig. 22. *C. m. m.*) und Hippopodiden. Sie bilden zusammen den vordersten Abschnitt des Stockes: die Schwimmsäule.

Obgleich bei der Locomotion nicht unmittelbar betheiligt, müssen hier auch die hydrostatischen Apparate der Siphonophoren erwähnt werden. Sie bestehen aus einem Luftbehälter, der in dem Anfang des Stammes der Colonie eingeschlossen ist (Fig. 22. *C. a'*). Derselbe hat eine homogene derbe Membran als Grundlage, und wird von einer Duplicatur der Stammeswand umgeben. Bei den Physophoriden (vergl. Claus über Physoph. hydrost. Z. Z. X) ist der Luftbehälter relativ klein, er ist aber als das nämliche Gebilde anzusehen, welches bei anderen Familien anscheinend sehr differente Zustände hervorgehen lässt. Durch eine ansehnliche Ausdehnung zu einem weiten Raume nimmt die Blase den grössten Theil des Stammes ein, und bildet so den voluminösesten Theil der Colonie, deren Einzelstücke wie einer Seite der Blase aufsitzende Anhänge sich ausnehmen. Dieses Verhalten ist bei den Physalien ausgebildet, an deren Luftblase von Huxley am vorderen Ende eine Oeffnung nachgewiesen ward

Ann. nat. h. 1849. Ueber die Entwickelungsverhältnisse vergl. dessen Oceanic Hydrozoa, indess bei den Physophoriden eine unmittelbare Communication nach aussen nicht vorhanden zu sein scheint. Ein anderer Zustand ist bei den Velelliden gegeben (vergl. oben S. 121), wo die Blase zum stark verkürzten Stamme der Colonie eine terminale Lage einnimmt, und sich unter flächenartiger Ausdehnung zu einer Scheibe vergrössert, deren knerpelartige derbe Wandungen durch Scheidewandbildung den Binnenraum in zahlreiche Kammern theilen. Im ersten Bildungszustande stellt der Luftbehälter auch hier einen einfachen Sack vor. Bei Porpita bleibt die Scheibe platt kreisförmig, bei Velella erhebt sie sich in einen schräg gestellten dünnen Kamm, in welchen die Lufträume der Platte sich nicht fortsetzen. Die concentrisch gelagerten Kammerräume des Luftbehälters stehen bei Velella unter sich durch Oeffnungen in Verbindung. Nach aussen öffnen sie sich durch eine Anzahl an der Oberfläche gelagerter Löcher. Bei Porpita gehen von der unteren Fläche des Luftbehälters noch feine luftführende Canäle ab, welche verästelt in den die Ernährungsindividuen tragenden Theil des Cönenchyms eindringen. (Krohn, Arch. Nat. 1848. — Kölliker, Schwimmpolypen.)

Dem mannichfaltigen der Ortsbewegung dienenden Apparate der Hydromedusiden stellt sich der festsitzende Zustand der Anthozoen gegenüber, der nur bei wenigen nicht, oder doch nicht ausgeprägt besteht. So bei den nur lose im Sande steckenden Pennatuliden. Bei Actinien ist die Befestigung häufig nur eine temporäre, indem sie mittelst der zu einer muskulösen Sohle umgebildeten aboralen Körperfläche sich von der Stelle zu bewegen vermögen.

Organe der Empfindung.

Nervensystem.

§ 52.

Von den festsitzenden Cölenteraten wie den Hydroiden, den Lucernarien und den Anthozoen sind bis jetzt weder Nervensystem noch specifische Sinnesorgane bekannt geworden. Dagegen sind sowohl Ctenophoren als Medusen mit beiderlei Organen ausgestattet, wenn die Kenntniss dieser Organe auch noch keineswegs eine befriedigende zu nennen ist. Das Nervensystem der *Medusen* bildet einen längs des Scheibenrandes verlaufenden Ring, der aus einem faserigen Gewebe gebildet, in regelmässigen Abständen ganglionäre Anschwellungen bildet, in welchen zellige Elemente sich vorfinden. Die Ganglien entsprechen in ihrer Lage den als Sinnesorgane zu deutenden Randkörpern und senden Fädchen ab, welche theils zu den Tentakeln verlaufen, theils die Radiärcanäle begleiten. Dieser durch die Untersuchungen Häckel's bei Geryoniden am genauesten bekannt gewordene Nervenring findet seine Stütze an dem Ringknorpel und liegt zwischen diesem und dem Ringcanale des Scheibenrandes. Die Anschwellungen des Nervenringes stellen centrale Apparate vor. Die faserigen Abschnitte erscheinen als Commissuren. Etwas abweichend hievon sind die von Agassiz gleichfalls für craspedote Medusen gemachten Angaben, indem hier noch ein zweiter, im Grunde der Schirmwölbung gelagerter Ring vorkommen soll, der sich mit den radialen Nervenfäden vereinige und interradiale Nerven absende.

Auch das Nervensystem der *Ctenophoren* ist bis jetzt nur bei einigen nachgewiesen. Die Centren desselben liegen als mehrere mit einander verbundene Ganglien am Grunde der verdauenden Cavität. Sie senden Nervenstämmchen sowohl zu den unter den Schwimmplättchenreihen verlaufenden Radiärcanälen als auch zum Magen hin.

Ein Nervensystem der *Medusen* ist zum ersten Male von Agassiz von mehreren Medusen (Sarsia, Tiaropsis, Staurophora, Bougainvillia) beschrieben worden (Contrib. to the nat. hist. of the Acalephae of N. A.). Später wurden auch von F. Müller (Abh. d. nat. Gesellsch. zu Halle V u. Arch. f. Nat. XXV) ähnliche Angaben für Charybdeiden (Tamoya) und für eine Geryonia (Liriope) gemacht, sowie auch von Leuckart (bei Eucope) ein das Ringgefäss begleitender Nervenfaden mit ganglienartigen Anschwellungen beobachtet wurde. Nach Häckel stimmen nur die von Fr. Müller bei Tamoya beschriebenen Theile sowie die von Leuckart beobachteten mit dem Befunde bei Geryoniden überein, und da nur von diesem Forscher genaue histiologische Untersuchungen angestellt wurden, verdienen dessen Angaben vor andern den Vorzug.

Für die *Ctenophoren* haben die ersten bestimmten Angaben von Grant, der bei Cydippe einen um den Mund verlaufenden Nervenring, und bei Beroe acht, von eben so viel Ganglien entspringende Nervenstämmchen erkannt haben wollte, keine Bestätigung gefunden. Von den meisten späteren Untersuchern wurden Nervencentren in einem am Trichterpole des Körpers gelegenen ganglienartigen Gebilde erkannt. So von Milne-Edwards (Ann. sc. II.), Will (Horae tergest.) Frey und Leuckart (Beiträge etc.). Auch ich habe Aehnliches gesehen. Es bedürfen aber diese Verhältnisse einer erneuten Untersuchung, um so mehr als jene als Nervencentren gedeuteten Gebilde von Agassiz einer anderen Auffassung unterstellt wurden.

Sinnesorgane.

§ 53.

Da die Sinnesorgane als Endapparate sensibler Nerven zu betrachten sind, so wird bei der Unvollkommenheit unserer Kenntnisse von einem Nervensysteme der Cölenteraten, auch über die als Sinnesorgane anzusehenden Theile keineswegs ein definitives Urtheil abgegeben werden können. Das gilt sowohl für die Einrichtungen die man als dem Tastsinne vorstehend betrachtet, als auch von den höheren Sinnesorganen, die man vorzüglich als Hör- und Sehwerkzeuge unterschieden hat. Dem im Integumente vorhandenen allgemeinen Gefühlssinne scheinen besondere Fortsatzbildungen des Körpers zu dienen. Obschon Nervenendigungen hier noch nicht erkannt sind, und in der grossen Mehrzahl der Fälle selbst für das Vorkommen von Nerven noch keine Thatsachen bekannt wurden, so ist doch die Empfindlichkeit jener Gebilde ein genügender Grund, in ihnen solche Sinnesorgane zu sehen. Sowohl bei den *Hydroidpolypen* wie bei den *Anthozoen* fungiren die kranzförmig den Mund umstehenden Tentakel als Tastorgane. Am Körper der *Medusen* sind nicht allein an der Mundöffnung solche Gebilde häufig angebracht, sondern es ist auch stets der Scheibenrand mit fadenartigen meist ausserordentlich dehnbaren, seltener starren oder wenig beweglichen Anhängen — Randfäden — besetzt. Aehnliche Gebilde erscheinen an den

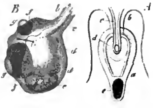
Stöcken als sogenannte Senkfäden. Sie besitzen jedoch einen ganz anderen morphologischen Werth, da sie in Folge des hier waltenden Polymorphismus aus Modificationen von Individuen hervorgegangen sind. Das gleiche gilt von den speciell als »Taster« oder »Fühler« unterschiedenen Theilen, die als einfachere, contractile Blindschläuche bald nur an bestimmten, beschränkten Stellen des Stammes angebracht, bald über den ganzen Stamm verbreitet vorkommen. — Nur zwei Tentakel sind bei den Ctenophoren vorhanden. Sie entspringen nicht von der Oberfläche des Körpers sondern im Grunde einer scheidenförmigen Vertiefung. Den Beroiden, Mnemiden u. a. fehlen sie. Ob sie auf die Randfäden der Medusen bezogen werden können ist noch ungewiss. Die Function all dieser Tentakelbildungen schliesst andere Verrichtungen nicht aus; sie fungiren ebenso als Greif- oder Fangorgane, und ihre Bewaffnung mit Nesselzellen tritt für diese Beziehung deutlich genug hervor. Sie stehen dadurch mit der Nahrungsaufnahme in Verbindung, wo sie für die festsitzenden Formen der Cölenteraten von besonderer Wichtigkeit sind.

Eine andere Reihe von Sinnesorganen höhern Ranges findet sich bei den *Medusen* dem Rande des Schirmes angefügt und daher als »Randkörper« bezeichnet. Diese Randkörper sind in zweierlei Zuständen zu unterscheiden welche in sehr verschiedener Weise beurtheilt worden sind. Einmal erscheinen sie als bläschenförmige Gebilde, und zweitens als Pigmentanhäufungen, die mit einem hellen lichtbrechenden Körper ausgestattet sind, der jenen Organen ähnlich ist, die bei den höhern Thieren als Endapparate der Sehnerven sich herausstellten. Die ersteren oder Randbläschen sind entweder in die Substanz der Scheibe eingebettet oder springen frei am Scheibenrande vor. Sie bestehen aus einer homogenen Kapsel, die eine epithelartige Auskleidung trägt, und umschliessen einen oder mehrere concentrisch geschichtete Concretionen oder kleine Krystalle. Die ersteren sind in einem Falle mit der Bläschenwand in fester Verbindung, indem sie von einem kugeligen Vorsprunge der Wand umschlossen werden. Da sie also nicht im freien Raume des Bläschens liegen, so schwindet die Aehnlichkeit, die diese Randkörper mit den Gehörbläschen anderer niederer Thiere besitzen, um Bedeutendes, ohne dass jedoch möglich wäre, eine andere Deutung bestimmter zu formuliren. Dass Sinnesorgane vorliegen erhellt nicht nur aus der Anlagerung der Bläschen auf dem Nervenringe, sondern auch aus den von Häckel nachgewiesenen engeren Beziehungen zu letzteren bei den Geryoniden. Hier geht von dem unter jedem Randbläschen gelegenen Ganglion ein doppelter das Bläschen umgreifender Faserzug aus, der nach stattgefundener Vereinigung in die das Concrement enthaltende kugelige Zellenmasse eintritt, und so eine unmittelbare Verbindung der letzteren mit dem Nervencentrum vermittelt. Die Verbreitung dieser Randbläschen findet sich vorzüglich bei den Craspedoten (Eucopiden, Trachynemiden, Geryoniden, Aeginiden). Bei den Aeginiden (Cunina) sind statt der rundlichen Concremente Krystalle vorhanden, die in einer im gestielten Bläschen enthaltenen Zellenmasse eingebettet sind. Aber auch hier tritt ein Nerv heran.

Die letztere Form der Randbläschen bildet einen Uebergang zu ähnlichen Gebilden der Acraspeda. Die Randkörper erscheinen hier stets gestielt

(Fig. 15 *A B b*) und liegen in einem Ausschnitte oder einer nischenförmigen Vertiefung des Scheibenrandes, von Lamellenvorsprüngen desselben schirmartig bedeckt. Einen grossen Theil des Randkörpers bildet ein Hohlraum (Ampulle) (*d*), der mittelst eines in den Stiel übergehenden Canales (*c*) mit dem Gastrovascularsysteme zusammenhängt, und so als eine Aussackung des letzteren betrachtet werden kann. Dieser Ampulle angelagert und das freie Ende des Randkörpers einnehmend findet sich ein mit Krystallen gefülltes Bläschen (*e*), welches mit dem gleichen der Aeginiden übereinkommt. Die bedeutendste Verschiedenheit von letzteren ist also nur durch den Mangel der vom Gastrovascularapparat gebildeten Ampulle gegeben.

Fig. 15.



Wenn die Randbläschen der Geryoniden denen der Aeginiden homolog und diese wieder den Krystallsäckchen der Randkörper höherer Medusen, so ergiebt sich daraus, dass all' diese Bildungen nicht als Sehorgane gedeutet werden können, denn bei den höheren Medusen finden sich solche Organe mit den Krystallsäckchen zusammen am Randkörper vor. Auch bei den niederen Medusen (Craspedoten) sind Organe vorhanden, die als **Sehwerkzeuge** aufzufassen sind. Sie scheinen in einem sich gegenseitig ausschliessenden Verhältniss zu den Randbläschen zu stehen, denn sie kommen nur in jenen Familien (Oceaniden) vor, welche der Bläschen entbehren. Als erste Andeutungen erscheinen blosse Pigmentflecke an der Tentakelbasis, die zwar in der Regel der lichtbrechenden Medien entbehren, in anderen Fällen dagegen mit Bildungen ausgestattet sind, die an die Krystallstäbchen anderer niederer Thiere erinnern. Bei den Acraspeden combiniren sich diese Ocelli mit den bereits erwähnten Randkörpern, sie zeigen bald nur Pigment, bald solches als Umhüllung eines stark lichtbrechenden Körpers (Fig. 15 *B g*).

Den Randkörpern der Medusen homologe Organe fehlen den Lucernarien, Ctenophoren, den Hydroiden und Siphonophoren wie den Anthozoen. Doch besteht bei den Ctenophoren ein Organ, welches hieher bezogen werden kann, da ihm wahrscheinlich die Bedeutung eines Sinnesorganes zukommt. Das Organ stellt ein bläschenförmiges, dem der Mundöffnung entgegengesetzten Pole des Körpers eingelagertes Gebilde vor. Es liegt in unmittelbarer Nähe des ganglionartigen Knötchens, und enthält feste Concremente nach Art der Otolithen in den Gehörbläschen anderer niederer Thiere. Die functionelle Bedeutung auch dieses Organs ist jedoch noch nicht sicher gestellt.

Fig. 15. Randkörper von acraspeden Medusen. *A.* von Pelagia noctiluca. *B.* von Charybdea marsupialis. *a.* der freie Theil des Randkörpers zwischen den Randausschnitten der Körperscheibe gelagert. *b.* Stiel. *c.* Canal in demselben. *d.* Ampulle. *e.* Krystallsäckchen. *f.* Pigment. *g.* Linsenartige Körper.

Die Verhältnisse der Tentakelbildungen der Cölenteraten bieten ausserordentlich mannichfaltige Verschiedenheiten dar. Die Zahlenverhältnisse der Tentakel sind bei den niederen Zuständen unbeständig. Sie schwanken häufig bei einer und derselben Form. In den höheren Abtheilungen treten feste Zustände ein, das Auftreten der Tentakel erfolgt nach bestimmten Gesetzen, und ihre Zahl bleibt innerhalb fester Grenzen. Bei den Hydroidpolypen erscheinen sie am einfachsten meist als ein Kranz um den Mund. Nur vier sind bei den Milleporiden vorhanden. Auch bei Stauridium. Bei den Corynéen stehen sie zerstreut über den ganzen Körper. Zwei Tentakelkränze, einer um den Mund, der andere entfernter davon, zeichnen die Tubularien aus. Mund- und Randtentakel zugleich kommen auch vielen craspedoten Medusen zu. Die ersteren sind bald einfach bald verästelt, in Büschel gruppirt (Bougainvillia). Die Randtentakel finden sich in der einfachsten Form nach der Zahl der Radien des Körpers, so dass jedem Radialcanal einer entspricht. Bei den Lizzien bilden sie Büschel. Dichotomisch verästelt sind sie bei Eleutheria und Cladonema. Zwischen den radialen Tentakeln entstehen interradiale, so dass der Rand mit vielen Tentakeln ausgestattet ist. Beispiele liefern die Oceaniden, Thaumantiaden, Aequoriden. Die Tentakelbildung geht auch hier von einfacheren Zuständen aus, indem die radialen in der Regel zuerst auftreten, dann folgt ein interradialer in der Mitte zwischen zwei radialen und so entstehen zwischen den bereits vorhandenen beständig neue. Dieser über die Zahl der Radien hinausgehenden Vermehrung steht eine Minderung unter die Radienzahl gegenüber. Bei vier Radien sind nur zwei Tentakel bei Saphenria vorhanden, nur einer bei Steenstrupia. Auch unter den Aeginiden findet sich eine solche Reduction, indem bei Aeginopsis mediterranea nur zwei Randtentakel sich ausbilden. Den Uebergang zu dieser Erscheinung bilden jene Zustände, bei denen zwar eine der Radienzahl entsprechende Summe von Tentakeln gebildet wird, die Entwickelung jedoch nicht gleichzeitig stattfindet. Die Randtentakel der Craspedoten sind auch nicht immer gleichartig. Ausser den blossen hier nicht zu beachtenden Verschiedenheiten der Grösse, die auf Altersdifferenzen zurückführbar sind, bestehen noch Differenzen im Baue. Dreierlei verschiedene Formen besitzt Thaumantias. (Vergl. meinen Aufsatz in Z. Z. VIII.)

Bei den Geryoniden findet ein Wechsel der Tentakel statt, indem das junge Thier vergängliche Randfäden (Larvententakel) von anderm Baue besitzt. (Vergl. Häckel, Hydromedusen. Derselbe Autor hat zugleich einen Tentakelnerv nachgewiesen.)

Bei den Siphonophoren sind Tentakelbildungen an den medusiformen Individuen der Colonie nicht beobachtet. Was als »Tentakel« bezeichnet wird, sind zweierlei, morphologisch den Randfäden der Medusen völlig fremde Gebilde, die nur durch ihre Function hieher gezählt werden können. Erstlich sind es die sogenannten Taster, und zweitens die »Senkfäden«, die als Tast- und Fangapparate die physiologischen Leistungen der Randfäden der Medusen theilen. Die ersteren erscheinen als schlauchförmige, den Ernährungsindividuen ähnliche, allein am freien Ende geschlossene Gebilde (Fig. 24. *C. t.*), die dem Polymorphismus der Stöcke entsprechend umgebildete Individuen vorstellen. Ausser dieser Function mögen die hohlen »Taster« auch noch zur Aufnahme der Flüssigkeit des Gastrovascularapparates dienen, die bei Contraction des gesammten Stockes aus den Hohlräumen der ausgedehnten peripherischen Theile entweicht. Durch das Vorkommen der Senkfäden an der Basis der Taster wird diese Beziehung klarer und lässt sich jener der Ambulacralbläschen der Echinodermen functionell zur Seite stellen. Anders verhalten sich die Senkfäden. Fortsätze des Stammes (*B. C. t.*) der Colonie sind mit feinen Aesten besetzt, die mit complicirten Nesselapparaten (Nesselknöpfen) endigen. Die Homologie dieser letztern Gebilde mit medusiformen Individuen ist durch Leuckart aus dem Vorkommen eines rudimentären Schirmes (bei Agalma) nachgewiesen worden,

so dass also jeder Senkfaden einem Complexe von Individuen entspricht, deren Zahl jener der Nesselknöpfe gleichkommt.

Den höheren Medusen (Acraspeda) fehlen die Randfäden in den Abtheilungen der Rhizostomiden und Cyaneen, welch' letztere vier ansehnliche von der Unterfläche des Schirmes entspringende Tentakelbüschel besitzen, die weder auf Randfäden noch auf Mundtentakel bezogen werden können. Schon bei den Charybdeiden zeigt Charybdea vier von pfeilerartigen Fortsätzen der Glocke getragene Tentakel, die bei Tamoya (T. quadrumana) durch ebensoviele Büschel repräsentirt sind. Eine Vermehrung findet sich bei den Pelagien, und eine sehr grosse Anzahl feiner Randfäden zeichnet die Aurelien aus.

Bezüglich der *Lucernarien* ist ein doppeltes Verhalten der Randfäden zu bemerken, indem sie bei einer Abtheilung (L. cyathiformis) ganz ähnlich wie bei Medusen den Rand des becherförmigen Körpers besetzen, jedoch deutlich eine Scheidung in acht Gruppen erkennen lassen (indess sie bei anderen (L. auricula) ebensoviele auf die Enden der vier vom Körper ausgehenden Zipfelpaare vertheilte Büschel bilden. Geringere Dehnbarkeit unterscheidet diese Tentakel von den Randfäden der Medusen, mit denen sie völlig homolog sind.

Die Tentakel der *Anthozoen* sind nach den beiden grösseren Abtheilungen verschieden, acht blattförmige eingekerbte oder gefiederte Tentakel umgehen die Mundöffnung der Octactinien. Eine meist grössere Anzahl cylindrischer Tentakel kommt den Polyactinien zu. Sie umstehen die Mundfläche des Körpers oder sind auf derselben zerstreut, zuweilen auch auf lappenförmigen Fortsätzen derselben angebracht.

Bei den *Ctenophoren* sind ausser hin und wieder vorhandenen unansehnlichen Fortsätzen am Rande der Mundöffnung in einzelnen Familien (Calymniden, Callianiriden) grosse in der Nähe des Mundes sich erhebende lappenförmige Ausbreitungen des Körpers vorhanden, die man mit den Tentakelbildungen zusammenstellen kann, obschon sie diesen morphologisch fremde Gebilde sind. Ausser diesen bestehen in einigen Gattungen (so bei den Cydippen) den Randfäden der Medusen ähnliche, den Polen einer interradialen Queraxe des Körpers entsprechende »Senkfäden«, die zuweilen mit secundären Anhängen besetzt sind. Nach Agassiz stehen sie mit dem Gastrovascularsysteme in keiner Verbindung. —

Den Sinnesorganen der Ctenophoren dürfen auch die sogenannten »Polfelder« beigezählt werden; zwei ablonge, von verästelten Fädchen umgrenzte, oder mit feinen zottenförmigen Fortsätzen besetzte Flächen an dem aboralen Körperpole. Nach Allman (Edinb. New. philos. Journ. XV.) sind diese Fortsätze hohl und stehen mit dem Gastrovascularsystem in Verbindung, auch begiebt sich zu jedem Polfeld ein Nervenstämmchen. Ueber die functionelle Bedeutung dieser Theile kann kein Urtheil abgegeben werden, wie sie auch in morphologischer Hinsicht bis jetzt gänzlich isolirt stehen.

Hinsichtlich der Randkörper der Medusen ist zu bemerken, dass die Concretionen umschliessenden Bläschen von den augenartigen Gebilden scharf zu trennen sind. Die ersteren bieten sehr mannichfaltige Verhältnisse, und ausser dem oben geschilderten Verhalten scheint auch noch ein solches vorzukommen, welches mehr auf die bei höheren Thieren vorhandenen Einrichtungen hinweist. Hensen (Z. Z. XIII.) fand bei Eucope den Otolithen von starren von der Bläschenwand entspringenden Haaren getragen, wodurch eine von der durch Häckel nachgewiesenen sehr verschiedene Form gegeben ist. Bei den Geryoniden sind die Randbläschen in die Substanz des Schirmrandes eingebettet. Sie sind radial gelagert, interradial bei den Aeginiden, bei diesen letzteren zugleich in sehr unbeständiger Anzahl. Sie sitzen nach Häckel's

Untersuchungen an Cunina auf Ganglien des Nervenrings. Das diese Bläschen bedeckende Epithel ist durch lange starre Fortsätze ausgezeichnet, welche als Tastborsten anzusehen sind. Solche Gebilde finden sich auch an den Tentakeln anderer Medusen (Rhopalonema) vor.

Die Krystalle der Randbläschen der höhern Medusen sind wie jene von Cunina in Säuren unlöslich, sie füllen das Bläschen vollständig aus. Von Agassiz werden diese Gebilde als Augen betrachtet, eine Deutung, die gewiss unzulässig ist, und schon durch das Vorkommen anderer bestimmter als Sehorgane sich darstellender Gebilde an demselben Randkörper der das Krystallsäckchen trägt, widerlegt wird. Diese augenartigen Organe finden sich bei Ephyropsis. Hier trägt jeder Randkörper das Krystallsäckchen (Randbläschen) und auf seiner obern Fläche ein augenartiges Organ. Mehrfach sind letztere an jedem Randkörper bei Charybdea marsupialis (Fig. 15). Sie sind in eine aus Zellen bestehende Substanz eingebettet, die vielleicht dem Nervensystem angehört. (Vergl. meine Angaben in A. A. Ph. 1856.)

Bei den craspedoten Medusen sind jene Augen bis jetzt nur bei Cladonema und bei Eleutheria (nach Quatrefages Ann. sc. n.) bekannt. Stark lichtbrechende Körper, jedoch ohne Pigmentumgebung, fand ich am Glockenrande der medusiformen Geschlechtsgemmen einer Pennaria.

Das bläschenförmige Organ der Ctenophoren ist von Agassiz gleichfalls als Auge, oder »Augenfleck« angegeben. Es soll bei Bolina, Pleurobrachia, idia aus einem Pigmentflecke bestehen, indess Hensen (Z. Z. XIII) in dem feineren Baue des Bläschens (bei Cydippe) Verhältnisse, die mit grosser Wahrscheinlichkeit auf ein Gehörorgan hindeuten, nachgewiesen hat. Er fand die Innenfläche der Bläschenwand, an der von Anderen nur Wimperhaare gefunden waren, mit zweierlei Haarbildungen besetzt. Erstlich feine Cilien, welche die Otolithen in Schwingung erhalten, und zweitens vier Reihen unbeweglicher Haare die bis in den Otolithhaufen treten, und nach Analogie dieser Verhältnisse bei höheren Thieren, mit Nerven in Verbindung stehend als Hörhaare aufzufassen sind. Es ist kein Grund zu bezweifeln, dass diese Einrichtung auch bei den übrigen Ctenophoren vorhanden sei.

Organe der Ernährung.

Gastrovascularsystem.

§ 54.

Der gesammte Ernährungsapparat — und diese Bezeichnung ist wegen des Inbegriffs einer grösseren Summe physiologischer Leistungen für das hier näher zu schildernde Organsystem die richtigere — erscheint bei den Cölenteraten in grosser Uebereinstimmung, und zeigt in den einzelnen Abtheilungen nur geringe, meist unwesentliche Verhältnisse betreffende Verschiedenheiten. Es war daher vorzüglich das Verhalten dieses Apparates, welches in den Cölenteraten eine besondere, nach oben abgegrenzte thierische Grundform erkennen liess. — Die in Mitte des Körpers gelegene verdauende Cavität öffnet sich durch einen Mund nach aussen, und wird unmittelbar vom Körperparenchym begrenzt. Je nach der Gestalt des Thieres ist sie entweder in die Länge gedehnt, oder bei einem Vorwiegen der Queraxen des Körpers

in die Breite entfaltet. Für die niederen Entwickelungszustände erscheint diese einfache Form des Verdauungsapparates als Norm, die nur bei einzelnen fortbesteht, indess bei der Mehrzahl Complicationen auftreten. Wohl im Zusammenhange mit einer Volumszunahme des Körpers sendet die verdauende Cavität entweder Canäle oder weite taschenförmige Bildungen durch das Körperparenchym. Diese können auf Kosten der dazwischen liegenden Substanz zu einer grossen Ausdehnung gelangen, bald von einander getrennt bleiben, bald sich unter einander verbinden. Niemals ersetzen sie eine Leibeshöhle, da sie immer mit der verdauenden Cavität in Verbindung stehen.

Die Mundöffnung dient ausser der Aufnahme der Nahrungsstoffe auch zur Ausscheidung des Unverdauten. Eine selbständige Analöffnung fehlt, denn in jenen Fällen, wo diesen Organen noch andere Communicationen nach aussen zukommen (bei Anthozoen, Ctenophoren), erscheinen diese wenig geeignet, als Afteröffnungen zu gelten, sie dienen vielmehr zur Einfuhr von Wasser, wie überhaupt zur Regulirung der im Ernährungsapparate befindlichen Flüssigkeit. An dem letzteren lassen sich in der Regel zwei Abschnitte anatomisch und functionell unterscheiden. Den einen davon bildet der Magen, in welchem der Verdauungsprocess stattfindet, und der mit dem zweiten Abschnitte häufig durch eine verschliessbare Oeffnung communicirt. Der zweite hinter dem »Magen« gelegene Abschnitt, der auch durch seitliche Ausstülpungen des Magens selbst vorgestellt sein kann, führt die im Magen bereitete Chymusflüssigkeit, und vertheilt sie, je nach der Art seiner Verbreitung, im Körper. In den Colonieen der Cölenteraten ist dieser Abschnitt ein gemeinsamer, so dass die von einem Individuum aufgenommene Nahrung der gesammten Colonie zu Gute kommt. Die ernährende Flüssigkeit die hier mit Wasser gemischter Chymus ist, kommt also durch ein unmittelbar mit dem Magen zusammenhängendes Hohlraumsystem in dem Körper zur Vertheilung. Daher ist der gesammte Apparat nicht blos mit der Verdauung und mit der Bereitung der ernährenden Flüssigkeit beschäftigt, er besorgt auch die Vertheilung der letzteren, und vertritt dadurch die erst bei höheren Organismen discreten Organe des Kreislaufes. Er kann daher nicht einfach als Verdauungsorgan gelten, und wird mit Beziehung auf diese seine doppelte Function als »Gastrovascularsystem« bezeichnet, oder cölenterischer Apparat im Allgemeinen.

Die functionelle Bedeutung dieses Apparates schliesst mit dem Aufgeführten keineswegs ab, sondern es bestehen noch vielfache andere Beziehungen, die den Werth seiner Leistung erhöhen. Diese Beziehungen stellen sich in folgender Weise dar:

1) Durch die Vertheilung von Wasser, welches dem Chymus beigemischt wird und mit diesem das Hohlraumsystem durchzieht, konnen respiratorische Zwecke erreicht werden.

2) Durch das eingeführte Wasser wird eine Schwellung des Körpers erzielt. Bei ihrer Anfüllung mit Wasser dienen die Räume einer Ausdehnung des gesammten Körpers oder einzelner seiner Theile. Bei hohler Beschaffenheit der Tentakel und stattfindender Communication derselben mit dem Gastrovascularapparate wird deren beträchtliche Ausdehnung in die Länge ohne bedeutende Minderung der Dicke nur

durch die Füllung des Lumens vom Gastrovascularapparat her möglich. Der Apparat wirkt damit auch für die Bewegung dieser Körpertheile und für die Schwellung des ganzen Körpers, sobald die Communicationen mit dem umgebenden Medium abgeschlossen sind.

3) In den Wandungen des Gastrovascularsystems entwickeln sich bisweilen die Geschlechtsproducte, und werden durch die Räume desselben nach aussen entleert. —

Die Vertheilung der ernährenden Flüssigkeit im Körper durch den Gastrovascularapparat wird theils durch das an den Wänden der Canäle und taschenförmigen Aussackungen verbreitete Flimmerepithel, theils durch die Contractionen des Körpers oder von Körpertheilen bewerkstelligt. So bei den Hydroidpolypen, bei den Anthozoen und Ctenophoren. Bei den Siphonophoren kommt hierbei auch die bedeutende Contractilität des gemeinsamen Stammes in Betracht. Von besonderer Bedeutung für den Umlauf und steten Wechsel der ernährenden Flüssigkeit ist das mannichfaltige Spiel der Tentakel. Bei jeder Contraction wird ein Strom des in ihnen enthaltenen Fluidums in die Haupträume des Gastrovascularsystems ergossen, und dadurch eine energische Bewegung der Flüssigkeit bewerkstelligt, sowie das gleiche Resultat auch bei Füllung der Tentakel während der Streckung derselben erzielt wird. Diese Verhältnisse erscheinen da von besonderem Belang wo nicht der ganze Körper contractil ist (Medusen) und durch seine Gestalt- und Volumveränderungen für die Vertheilung und Umleitung jenes Fluidums sorgt. F. Müller hat darauf aufmerksam gemacht, dass bei gleichem Inhalte die Länge eines Tentakels im umgekehrten quadratischen Verhältnisse der Dicke sich ändert, dass also ein auf einen Zoll Länge verkürzter zwei Fuss langer Tentakel nicht ganz fünf mal dicker wird, so dass ein Rückströmen der Flüssigkeit in die Haupträume nicht stattfinden möchte. Wenn nun auch unter jener Voraussetzung, die bei der offenen Communication des Tentakelcanals mit dem Ringcanale nicht sicher zu begründen ist, eine grössere Bewegung der Flüssigkeit im Canalsystem des Körpers nicht erregt würde, so bliebe doch die bei der Streckung und Verkürzung der Tentakel nothwendige Bewegung des sie füllenden Fluidums eine nicht in Abrede zu stellende Thatsache. Alle diese Erscheinungen kommen einem in seiner anatomischen Basis zwar sehr unvollkommenen, physiologisch aber doch bereits ausgebildeten Kreislaufe gleich, der in der Vereinigung seiner Organe mit denen des Verdauungsapparates die enge Verwandtschaft beurkundet, die zwischen beiden besteht.

Indem der Gastrovascularapparat somit Organe des Kreislaufs ersetzt, schliesst er dadurch das Vorkommen besonderer hiezu dienender Organe aus. Was früher von Milne-Edwards, Will (Horae tergestinae), u. A. als ein im Körper von Anthozoen (Alcyonium, Actinien), und bei den Ctenophoren vorkommendes Blutgefässystem beschrieben wurde, gehört entweder zum Gastrovascularapparate, wie z. B. das im Cönenchym der Anthozoen vorkommende Canalnetz, theils sind es sternförmig verästelte Zellen, die unter einander verbunden ein Netzwerk von feinen Canälen vortäuschen, in der That jedoch keine directen Beziehungen zu jenem Hohlraumsysteme besitzen.

Die den Gastrovascularapparat füllende Flüssigkeit kann, wie bereits eben gesagt, nicht sowohl dem Blute der höheren Thiere, als dem Chymus derselben verglichen werden. Auch darin giebt sich eine sehr niedere Stufe der Einrichtung kund. Jenes Fluidum geht ohne weitere Veränderung, nur durch Beimengung von Wasser verdünnt, aus dem Magen in die damit zusammenhängenden Hohlräume über. Zuweilen sind der hellen oder leicht getrübten Flüssigkeit Reste von Ingestis beigemischt. Auch zellige Elemente, die zumeist als abgelöste Epithelialgebilde zu deuten sind, und zuweilen durch ihre Färbung auf ihre Ursprungsstätte in der Magenwand verweisen, kommen darin vor.

§ 55.

Die einfachste Form des Gastrovascularsystems findet sich bei den *Hydroidpolypen*. Bei Hydra stellt es einen die Längsaxe des Körpers durchziehenden Raum vor, der mit einer Mundöffnung in Mitte des Tentakelkranzes beginnt, und von dem darauffolgenden sehr erweiterungsfähigen Abschnitte sich verengert in den dünneren Körpertheil fortsetzt. Der weitere Abschnitt kann als »Magen« bezeichnet werden. Bei den coloniebildenden Hydroidpolypen erstreckt sich der vom Magen ausgehende Canal durch den ganzen Stock, wodurch das Gastrovascularsystem allen Individuen gemeinsam ist. Nur selten, wie bei Hydra, Corymorpha, u. a. setzt sich das Hohlraumsystem auch in die Tentakeln fort. An den Stöcken der *Siphonophoren* sind nur einzelne Individuen zur Aufnahme von Nahrung eingerichtet. Sie entsprechen in ihrem Baue den Magenröhren von Medusen, und stellen sehr erweiterungsfähige Schläuche vor, die in ihrem Grunde mit dem gemeinschaftlichen Hohlraumsystem des Stockes zusammenhängen. Wir haben uns also hier vorzustellen, dass diese Kategorie von Individuen die dem Medusenkörper zukommenden Einrichtungen bis auf den Magen verloren hat. Zahlreiche Verschiedenheiten bietet der Gastrovascularapparat der *Medusen*. Er nimmt stets die Concavität der Gallertscheibe ein, und besteht aus einem in Mitte dieser Fläche befindlichen Magen und den davon ausgehenden Hohlräumen. Der erstere liegt entweder unmittelbar an jener Fläche, oder er sitzt auf einem besonderen von dort vorspringenden Stiele. Die Mundöffnung ist entweder von tentakelartigen Gebilden oder zipfelförmigen Verlängerungen der Magenwand umfasst, seltener führt sie zunächst in einen oesophagusartigen engeren Abschnitt. Bei den meisten niederen Medusen ist der Magen von einem hinter ihm liegenden Raume durch einen in seinem Grunde vorspringenden Wulst geschieden, durch dessen Contraction der Magenraum von dem übrigen Gastrovascularsystem abgeschlossen werden kann. Vom Grunde des Magens oder von dem hinter diesem liegenden Raume entspringen die in der Subumbrella sich verbreitenden Hohlräume. Diese sind entweder engere Canäle oder weite taschenförmige Ausbuchtungen. Die engeren Canäle treten in radiärem Verlaufe (s. Fig. 16, 17) zum Schirmrande, entweder einfach oder unter regelmässigen Ramificationen, und fliessen dort in einen Ringcanal zusammen. Auf ihrem Wege zum Rande können die Radiärcanäle Ausbuchtungen darbieten, die mit dem Geschlechtsapparate in functioneller Verbindung stehen. Bei den Aeginiden wie bei den höheren Medusen geht

Fig. 16.

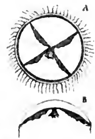
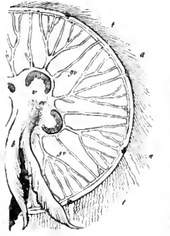


Fig. 16. Eine *Thaumantias* A. von der Unterfläche, B. auf dem Durchschnitte gesehen. In der Mitte des Körpers befindet sich der Magen, von dem die Radiärcanäle zum Ringcanale ausstrahlen.

die Magenhöhle unmittelbar in die radiären Erweiterungen über, welch' letztere auf die einfacheren Canäle zurückgeführt werden können. Zuweilen wechseln sogar engere Canäle mit weiteren Räumen ab. Die Canäle sind verästelt (Fig. 17 *gv*) oder bilden wie bei den Rhizostomiden ein peripherisches Netzwerk. Vom Ringcanale aus erstrecken sich bei vielen Medusen Fortsätze in die Randfäden.

Fig. 17.



Aehnliche Verhältnisse bieten die *Lucernarien*, bei denen jedoch zwei Formzustände des Gastrovascularapparates unterschieden werden müssen. Ein von der concaven Fläche des Schirmes vorragendes, in vier Ecken ausgezogenes Magenrohr führt in einen weiten, in vier radiale Taschen fortgesetzten Raum, der in vier in den Stiel eindringende Canäle sich verlängern kann. Die vier Taschen entsprechen erweiterten Radialcanälen der Medusen, und sind, wie dort, am Rande des Schirmes durch einen Ringcanal repräsentirende Oeffnungen unter einander in Verbindung. Dieses Verhalten ist bei anderen dahin modificirt, dass der Magen sich röhrenförmig in den Körper fortsetzt, und an seinem bis in den Stiel ragenden Ende in den Anfang der gegen den Scheibenrand erweiterten Radialcanäle übergeht. Wie die erste Form an die Medusen sich anschliesst, so vermittelt die letztere einen Uebergang zu den Anthozoen.

Der bei den *Hydroidpolypen* einfache Gastrovascularapparat erhält bei einigen Tubularien nicht unwichtige Complicationen. Der auf die Magenhöhle folgende weitere Raum ist durch Längsleisten ausgezeichnet, und weiter hin kommen anstatt des bei den übrigen Hydroiden einfachen Canales deren mehrfache im Stamme vor. Die bei den *Siphonophoren* erwähnten »Magen«, welche die Ernährungsindividuen vorstellen, hat man auch als »Polypen« aufgefasst. Es wären so diejenigen Theile des Stockes, die auf einen Zusammenhang mit Hydroiden hinweisen. Da aber alle übrigen Theile der Colonie nach dem Typus der Medusen gebaut sind, erscheint es consequenter auch die »Magen« in dieser Weise zu beurtheilen und in ihnen medusiforme Zustände an denen der Schirm nicht zur Entwickelung gekommen, zu erkennen. Sie verhalten sich somit ähnlich wie die »Schwimmglocken«, welche Medusen ohne Magen vorstellen. Der cölenterische Apparat an den letzteren ist jenem der niederen Medusen gleich, und bei aller Mannichfaltigkeit des Verlaufs lässt sich die typische Anordnung der vier in einen Ringcanal zusammenfliessenden Radiärcanäle (Fig. 22. *D. r*) erkennen. Auch in die sogenannten

Fig. 17. *Aurelia aurita*, zur Hälfte, von der Unterseite gesehen. *a.* Randkörper. *t.* Randtentakel. *b.* Mundarme. *v.* Magenhöhle. *gv.* Canäle des Gastrovascularsystems, die sich gegen den Rand hin verzweigen und in einen Ringcanal zusammenfliessen. *ov.* Ovarien.

»Deckstücke« setzt sich vom Stamme her das Canalsystem fort, und zeigt auch dort in einzelnen Fällen Anklänge an eine radiäre Vertheilung. Gegenüber den mit einer grossen Anzahl gleicher Ernährungsindividuen ausgerüsteten Stöcken der Diphyiden, Physophoriden u. s. w. verhalten sich eigenthümlich die Velellideo, deren scheibenartig ausgebreiteter Stamm an seiner Unterfläche nur einen einzigen von einer Anzahl kleinerer umgebenen grossen Magen trägt. Nach aussen von den letzteren am Rande der Scheibe stehen tentakelartige Gebilde in grösserer Anzahl. Dieser durch verschiedenartige Ausbildung der ernährenden Individuen ausgezeichnete Zustand lässt sich mit jugendlichen Stadien anderer Siphonophorenstöcke in Verbindung bringen, und daraus erklären. Denn auch bei Physophoriden besteht längere Zeit nur ein Ernährungsindividuum in ausgezeichneter Entwickelung, und bildet das Ernährungsorgan der Colonie, indem die übrigen entweder in Entstehung begriffen noch nicht fungiren, oder doch an Volum gegen jenen ersten »Magen« weit zurückstehen (vergl. meine Beiträge in Z. Z. V. sowie Huxley, Oceanic Hydrozoa, ferner Claus, Z. Z. XII.). Dieser Zustand scheint nun bei den Velellen und Porpiten bleibend gegeben zu sein. Das primitive Ernährungsindividuum waltet gegen die übrigen später gebildeten dauernd vor, und diese erscheinen abortiv, wie untergeordnete Anhänge. Sie sind zudem nicht ausschliesslich in Beziehung zur Nahrungsaufnahme wie der grosse centrale »Magen«, da an ihnen Geschlechtsknospen entstehen, welche an dem letztern nicht vorkommen. Es ist also hier eine bleibende Arbeitstheilung unter den ernährenden Individuen gegeben, die bei den übrigen Siphonophoren nur während der Entwickelung des Stockes erscheint.

Eine andere Eigenthümlichkeit des Gastrovascularapparates der *Velelliden* liegt in der Beziehung der ernährenden Individuen zum Stamme der Colonie. Die letztere besitzt bei den übrigen Siphonophoren eine einfache, der Gestalt des Stammes angepasste Höhle, welche die Verbindung aller übrigen Theile des Gastrovascularapparates vermittelt. Bei den Velelliden wird dieser Hohlraum durch ein feines Canalnetz vertreten, welches unter dem Luftbehälter angebracht mit den Einzelthieren der Colonie communicirt.

Hinsichtlich des Magens der niederen Medusen besteht eine grosse Verschiedenheit der Dimensionen. Sehr lang ist er bei den Sarsiaden, meist weit über den Rand des glockenförmigen Schirmes hervorragend. Kürzer ist er bei den Oceaniden, doch ist er hier, wie auch bei den Eucopiden und anderen, von der Centralhöhle des Gastrovascularsystems durch eine engere verschliessbare Stelle geschieden, sowie auch der Mundtheil einen von der weitern Magencavität verschiedenen Abschnitt vorstellt. Diese Differenzirung fehlt bei anderen, und dieses scheint mit dem Mangel der Centralhöhle zusammenzutreffen, so dass die Radialcanäle unmittelbar von der Magenhöhle entspringen. Diesen Zustand zeigen die Aequoriden, die durch einen kurzen und weiten Magen ausgezeichnet sind. Bei den Thaumantiaden bildet der Mundrand des gleichfalls kurzen Magens einen in vier Zipfel ausgezogenen Saum, der ohne Abgrenzung in die Magenwand übergeht; die Magenhöhle setzt sich direct in die Radialcanäle fort. Die Ausdehnung des Magens erstreckt sich zuweilen sogar auf den Anfang der Radialcanäle. Am weitesten ist dies Verhalten bei Staurophora gediehen, wo der faltige Mundsaum sich über den grösseren Theil der vier Radialcanäle ausdehnt. Dadurch erscheint der Magen nach vier Richtungen verlängert und die von den vier Radien des Magens beginnenden Canäle sind entsprechend verkürzt. (Vergl. Agassiz Contributions I.) Bei den Aeginiden nimmt er den grössten Theil der Unterfläche der Körperscheibe ein. Von einem langen durch eine Fortsetzung der Gallertscheibe gebildeten Stiele getragen wird er bei den Geryoniden (Fig. 25.), wo zugleich vom Stiele aus ein kegelförmiger Fortsatz (z) (Zungenkegel) in die Magenhöhle vorragt. Die verdauende Cavität ist jedoch hier ebensowenig wie bei den Aeginiden vom übrigen Gastrovascularsystem schärfer getrennt, denn der Grund

der Magenhöhle trifft im Zungenkegel nur einen verlängerten Theil der Unterfläche der Gallertscheibe. (Vergl. Häckel, op. cit.) Die Radialcanäle verlaufen zu 4 oder 6 vom Magengrunde längs der Stielwand zum Schirme empor und bilden in der Subumbrella blattförmige Ausbuchtungen. Bei einer Geryonide (Carmarina hastata) gehen neben diesen noch centripetale blind endende Canäle vom Ringcanale aus.

Das Verhalten der Radialcanäle bei den übrigen craspedoten Medusen wechselt in Zahl und Anordnung. Die Vierzahl ist vorwiegend bei den Oceaniden und vorwandten, bei anderen bestehen 6 oder 8 Canäle. Beträchtlich vermehrt ist sie bei den Aequoriden. In verschiedener Anzahl treffen wir sie bei den Aeginiden, wo sie durch taschenartige Erweiterungen dargestellt sind. Durch die Ausdehnung der Magenhöhle an der Unterfläche der Gallertscheibe wird die Länge der die Radialcanäle vertretenden Taschen beeinträchtigt; dass sie übrigens jenen vollkommen homologe Gebilde sind, erweist sich aus dem Vorkommen eines Ringcanals, der nahe am Scheibenrande sämmtliche Taschen verbindet.

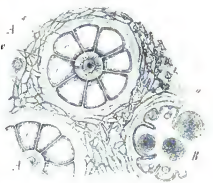
Bei den höheren Medusen erscheint der Magen in seiner einfachsten Form als ein vierkantiger in ebenso viele Zipfel ausgezogener kurzer Schlauch. Hiezu leiten die Verhältnisse des Magens der Charybdeiden, bei denen auch von den vier Seiten der Basis vier breite Taschen in die Subumbrella abgehen. In ähnlicher Weise einfach ist der Magen noch bei Nausithoë gestaltet. Diese Magenform entspricht niederen Entwickelungszuständen anderer, bei denen die Mundränder des Magens in reich gefaltete Lappen auswachsen wie bei Cyanea, oder der gesammte Magen in einen Stiel sich streckt, dessen Ende armartige Fortsätze bildet (Fig. 47. *b*), welche den Kanten des einfachen Mundrandes entsprechen. So verhält es sich bei Aurelia, mehr ausgebildet ist dasselbe Verhalten bei Pelagia. Durch Fortsetzung des Gallertgewebes des Schirmes auf die Magenwand und die »Arme« erhalten sie eine Stütze. Bei einzelnen erreicht dieses Verhältniss eine ansehnliche Entfaltung (so bei Stomolophus) und durch Theilungen der Mundarme und Vermehrung der Faltungen ihrer Ränder entstehen neue Complicationen, die zunächst durch vom Munde ausgehende nach der Peripherie dichotomisch verzweigte Rinnenbildungen sich äussern. Am eigenthümlichsten gestalten sich diese Verhältnisse bei den *Rhizostomiden*, deren Gastrovascularapparat anstatt durch eine einzige Mundoffnung, durch zahlreiche feine auf den Verästlungen der Mundarme gelegene Ausmündungen nach aussen communizirt. Diese Polystomie muss aus den bei anderen Acraspeden vorhandenen Zuständen abgeleitet, und als Ergebniss eines eigenthümlichen Entwickelungsvorganges angesehen werden. Denn bei sehr jungen Rhizostomiden (Polyclonia) fand Agassiz Mund und Magen wie bei andern jungen Stadien höherer Medusen gebildet, und est allmählich tritt eine Verengerung der Mundöffnung ein. Die Mundarme, auf welche der Mundrand rinnenförmig sich fortsetzt, wachsen unter Abschluss dieser Rinne zu einem Canale, gegen einander und verschliessen so die ursprüngliche Mundöffnung. Durch Ausdehnung der Arme in acht, wiederum mehrfach ramifieirte Büschel, auf welche die aus den geschlossenen Rinnen des Mundrandes entstandenen Canäle sich fortsetzen, entsteht eine Vertheilung dieser Canäle, die schliesslich an den Enden der Arme mit vielen feinen Oeffnungen ausmünden. Die bei den anderen Medusen einfache oder in viele Rinnen ausgezogene Mundöffnung ist also hier in zahlreiche Oeffnungen zerlegt, die in Folge des geschilderten Vorganges an den von zarten Fortsätzen umsäumten Rändern und Enden der Mundarme zu liegen kommen. (Vergl. über den Bau der Rhizostomiden Eisenhardt, N. A. L. X. Huxley, Philos. Transact. II. 1849, ferner Agassiz, Contributions. IV. S. 134.) Der unter dem Schirme vertheilte Gastrovascularapparat bildet bei den höheren Medusen regelmässig angeordnete Aussackungen seiner untern Wand, welche zu der Erzeugung der Geschlechtsproducte in Beziehung stehen. (Siehe unten.)

Die beiden in den *Lucernarien* gegebenen Formen des cölenterischen Apparates lassen, wie oben bemerkt, diese Gruppe als eine wichtige Zwischenstufe erscheinen, welche die Anthozoen mit den Hydromedusen verbindet. Dadurch stellen sie sich zugleich als eine niedere, weil noch indifferentere Abtheilung heraus.

§ 56.

Wie bei einem Theile der Lucernarien erstreckt sich der Magen der *Anthozoen* von der Mitte der tentakeltragenden Körperfläche in den Körper, um dort in einen Raum sich zu öffnen, von welchem aus viele Canäle seitlich am Magen emporlaufen, um in die Hohlräume der Tentakel überzugehen. Durch die Weite dieser mit dem Magen (Fig. 18 c) zusammenhängenden Canäle erscheint das Zwischengewebe in Form von Scheidewänden, die in radiärer Anordnung von der äusseren Körperwand zur Wand des Magens verlaufen. Die Canäle treten dadurch als um den Magen gelagerte Kammern (*c*) auf, die hinter dem Magen in einem gemeinsamen Centralraume (*B*) zusammenfliessen und durch diesen mit dem Magengrunde communiziren. Die Zahl dieser Kammern ist bei den Octactinien acht, bei den Polyactinien ist sie verschieden, richtet sich aber auch hier nach demselben Zahlengesetze, welches auch in anderen Organisationsverhältnissen, wie z. B. in der Tentakelzahl sich ausspricht. Die Septa des Gastrovascularapparates setzen sich gewöhnlich noch eine Strecke weit hinter dem Magen an der Körperwand entlang fort, und bilden dort bandförmige Längsstreifen oder niedrigere Wülste, bis sie im Grunde der Centralhöhle auslaufen.

Fig. 18.



Bei den in Colonieen lebenden Anthozoen setzt sich die Centralhöhle jedes Einzelthieres mit einem das Coenenchym durchziehenden Canalsystem (Fig. 18) in Verbindung, wodurch also alle Individuen unmittelbar unter sich zusammenhängen. Dieses Canalsystem bildet ein Netzwerk von weiteren und engeren Röhren, durch welche die ernährende Flüssigkeit im Stocke vertheilt wird, und welches zugleich durch Wucherungen, die sich zu neuen Individuen differenziren, der Vergrösserung der Colonie vorsteht. An den

Fig. 18. Querschnitt durch einen Theil des Stockes von *Alcyonium*, wobei zwei Individuen *A. A.* nahe unter ihrer Einsenkung in das Coenenchym, ein drittes (*B*) etwas tiefer durchnitten wurde. c. Magenwand. r. Radialcanäle (Kammern der Leibeshöhle). *s.* Septa. *o.* Eier. Von dem von Canälen durchzogenen Coenenchym ist ein Theil mit den Kalkkörpern dargestellt.

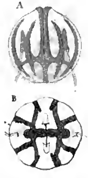
Stöcken der Octactinien findet an einer Stelle des gemeinsamen Stammes eine Vereinigung zahlreicher Canäle in einem weiteren Raume statt, von dem aus eine Oeffnung nach aussen führt, die wahrscheinlich zur Regulirung der Zu- und Abfuhr des den Gastrovascularapparat durchströmenden Wassers dient (Pennatula, Renilla). Eine ähnliche Oeffnung ist auch bei einzelnen solitären Polyactinien (Cereanthus) beobachtet; sie entspricht dem Porus der Hydren, ist wie dort an dem aboralen Körperende gelagert, und führt in den hinter dem Magen gelegenen Raum; es darf wohl ausdrücklich bemerkt werden, dass man diesen Porus keineswegs als After anzusehen hat. Diese dem Gastrovascularsystem die Bedeutung eines Wassergefässystems verleihenden Einrichtungen sind bei vielen Anthozoen in Form von feinen, über die Oberfläche der Stöcke zerstreuten Poren vorhanden, die nur im Momente ihrer Function — beim Auslassen von Wasser — erkennbar sind. Sie schliessen sich an ähnliche Poren an, die in den cölenterischen Apparat der Schwämme führen. (Vergl. § 44.)

Auch bei den *Ctenophoren* weicht das ernährende Hohlraumsystem nur in Einzelheiten ab. Eine bei den Beroiden sehr weite, bei den übrigen engere Magenhöhle senkt sich in den Körper in der Richtung von dessen Längsaxe ein und geht mit einer durch Musculatur verschliessbaren Oeffnung in einen als »Trichter« bezeichneten Raum über. Von diesem aus verzweigt sich das cölenterische Canalsystem im Körper (s. Fig. 49). Vom Trichter entspringen erstlich radiäre Canäle, die ihren Verlauf zu den die Wimperreihen tragenden »Rippen« nehmen, und unter diesen aufwärts und abwärts sich ausdehnen. Am Mundende der Beroiden und Callianiriden senken sich die Radialcanäle in einen Ringcanal ein. Dieser nimmt bei den letzteren noch zwei an den Seiten der Magenwand herabverlaufende Canäle auf, die gleichfalls aus dem Trichter entspringen. Bei den Cydippiden sind diese von ansehnlicher Weite und geben den Anschein eines den Magen umgebenden gemeinsamen Raumes. Endlich gehen vom Trichter nach Agassiz's Feststellung noch zwei kürzere Canäle ab, die mit verschliessbaren Oeffnungen zur Seite der »Polfelder« (vergl. S. 132) ausmünden. Sie vermitteln eine zweite Communication des Gastrovascularapparates mit dem umgebenden Wasser, und müssen den bei Anthozoen und bei Hydra vorhandenen Poren verglichen werden.

Fig. 49.

A

B



Von dieser Anordnung des Canalsystems bilden sich einzelne von der Körperform beherrschte Modificationen. Auch Verzweigungen einzelner Canalgruppen finden sich. So bilden die Radialcanäle seitliche Ausbuchtungen, die sich bei Beroiden durch den Körper verästeln, indess sie bei den anderen in beschränkterem Vorkommen mit dem Geschlechtsapparate in Verbindung stehen.

Fig. 49. Ansicht des Gastrovascularapparates einer *Cydippe*. *A.* Von der Seite, die Mundöffnung nach oben gewendet. *B* Vom Mundpole aus.

Als Eigenthümlichkeit des Gastrovascularapparates einzelner Actinien sind ausser dem oben erwähnten Porus noch besondere Oeffnungen an der Spitze oder an der Basis der Tentakel angegeben worden. Es werden diese zum Contentum der Binnenräume physiologisch in derselben Beziehung stehen, wie die anderen Pori, auch jene der Octactinien. Während jedoch die der letzteren wie jene von Cereanthus nicht zu bezweifeln sind, scheinen die Angaben bezüglich der Tentakelporen neuer Untersuchungen zu bedürfen.

Die Magenwand der Actinien ist durch zwei einander gegenüberstehende Rinnen (Cardiacalwülste) ausgezeichnet, die sich vom Ende des Magens aus auf ein Septum fortsetzen. Ihre Bedeutung ist unbekannt. (Vergl. hierüber wie über den Bau der Actinien Frey u. Leuckart Beiträge.) Bei Cereanthus ist nur eine solche Magenrinne vorhanden, die sich aber durch die ganze Länge des Körpers bis zu dem am hintern Körperende gelegenen Porus erstreckt. (S. Haime, Ann. sc. nat. IV. I.) Rinnenförmige Verlängerungen des Mundrandes, als Fortsetzungen der Cardiacalwülste, kommen gleichfalls vor. Bei Actinopsis (A. flava) sind zwei lange als Halbrinnen gestaltete Lappen am Munde vorhanden, deren jeder am freien Ende wieder getheilt ist. Siphonactinia (S. Böckii) besitzt eine am Ende in drei flache Lappen gespaltene Halbrinne, die vom Umfange der Mundöffnung weit vorragt. (Vergl. Sars, Koren u. Danielssen, Fauna Norwegiae. II., ferner Gosse, Actinologia britt. Lond. 1860.) Das Canalsystem im Coenenchym der Anthozoenstöcke beginnt von der hinter dem Magen gelegenen Höhle mit weiteren Canälen, die sich im ferneren Verlaufe verästeln und unter einander anastomosiren. Dabei wird das Lumen enger, so dass Canäle verschiedenen Calibers unterscheidbar sind. Zuweilen herrscht in der Anordnung dieser Canäle eine gewisse Regelmässigkeit. So bilden sie bei Corallium längs des Axenskelets eine vorzugsweise aus parallelen weiteren Röhren bestehende Schichte, auf welche nach aussen netzförmig verbundene Canäle folgen. (Lacaze-Duthiers, Hist. du Corall.) — Auch in die Leibeswand solitärer Anthozoen scheint der Gastrovascularapparat mit canalartigen Hohlräumen verschiedenen Calibers sich fortzusetzen, indem Kölliker solche Canäle bei den Zoanthinen beschrieben hat, ohne jedoch die Verbindung mit den grösseren Binnenräumen anzugeben. (Ic. hist. II. S. 118.)

Bei den *Ctenophoren* wird die Mundöffnung in einigen Familien (z. B. den Mnemiden) von lappenartigen Fortsätzen des Körpers umgeben, in welche je zwei der Radialcanäle unter arabeskenförmigen Windungen sich fortsetzen. Auch feine tentakelartige Fädchen sind daselbst (bei Bolina alata) beobachtet worden. Der Ursprung der Radialcanäle aus dem Trichter zeigt meist die Vereinigung mehrerer in gemeinschaftliche Stämme, die gewöhnlich zu vieren bestehen. Nur zwei vom Trichter entspringende Stämme, deren jeder zweimal dichotomirt ist, zeigt Cydippe (Pleurobrachia nach Agassiz). Auch zu dem Grunde der Tentakelscheide wird eine Fortsetzung des Gastrovascularapparates abgegeben, ohne dass jedoch dieselbe in den Tentakel selbst eintritt. — Bezüglich der stufenweisen Ausdehnung des cölenterischen Canalsystems zeigen die Cydippiden das einfachste Verhalten, da die Radialcanäle oben wie unten geschlossen sind. Darauf folgen die Beroiden, bei denen ein den Mund umgebender Ringcanal die Radialcanäle sowohl, wie auch das längs des Magens verlaufende Canalpaar aufnimmt. Endlich wird bei Bolina, Eucharis, Chiaja etc. eine fernere Complication erkennbar, indem hier die Radialcanäle weit auf die Lappenanhänge umbiegende Schleifen vorstellen. Auch der bei Euramphaea ähnlich wie bei den Beroiden einfache Ringcanal kann ausgezogen und dadurch complicirt erscheinen wie z. B. bei Chiaja und noch mehr bei Cestum. Bei letzterem zieht er sich an der ganzen Länge des den Mund umgebenden Randes des bandförmigen Körpers hin, um erst an den Enden die Radialcanäle aufzunehmen. Von den letzteren verlaufen je zwei längs des oberen Randes, unter den Reihen der Wimperplättchen, je zwei andere an den Seitenflächen des Körpers.

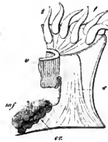
Die Ausmündungen des Trichters sind von AGASSIZ als Analoffnungen gedeutet worden. Es sollen sich durch sie Fäcalmassen entleeren. Die Beziehungen dieser Pori zum Gastrovascularapparat, besonders die Thatsache, dass sie nicht mit dem allein einem Darmcanale vergleichbaren Magenschlauche in unmittelbarer Verbindung stehen, ist jener Deutung nicht gerade günstig. Dass ihr Homologon bei Hydra nicht als After dient darf behauptet werden. Da übrigens jene Pori auch offen stehen, wenn keine Entleerung von Fäcalmassen erfolgt, so möchte viel eher eine Beziehung zur Wassereinfuhr in das cölenterische System zu ersehen sein.

Ueber den Gastrovascularapparat der Ctenophoren vergl. WILL, horae tergestinae, MILNE-EDWARDS, Ann. sc. nat. III. xv. und AGASSIZ (op. cit.).

§ 57.

Einigen Abtheilungen der Cölenteraten kommen fadenförmige, in die Centralhöhle des Gastrovascularapparates einragende Gebilde zu, die als Mesenterialfilamente bezeichnet werden. Sie finden sich bei den Lucernarien, Anthozoen und den höheren Medusen; in den beiden ersten Gruppen finden sie sich längs der vom Magenrohre aus in die Wand der Centralhöhle sich fortsetzenden freien Ränder der Septa (vergl. Fig. 20 *mf*). Bei den Medusen bilden sie an der Wand der Centralhöhle sitzende Büschel. Sie zeigen wurmartige Bewegungen und sind besonders bei den Actinien reich mit Nesselkapseln versehen. Ueber die Function dieser Organe liegen keine Thatsachen vor.

Fig. 20.



Obwohl drüsige Anhangsgebilde der verdauenden Cavität bei den Cölenteraten nicht differenzirt zu sein scheinen, so besteht doch eine hieher zu rechnende Einrichtung, welche als Andeutung eines secernirenden Apparates — vielleicht der Leber anderer Thiere analog — angesehen werden darf. Es ist das die bei vielen Cölenteraten vorhandene, durch verschiedene Färbung ausgezeichnete Epithelauskleidung des Magens. Die pigmentirten Zellen sitzen in Längsreihen, meist auf den vorspringenden Faltungen der Magenwand bei Anthozoen, auch bei Medusen, in mehr gleichartiger Vertheilung bei Hydroidpolypen, und in deutlichen wulstartigen Längsreihen im Grunde der verdauenden Cavität der Ernährungsindividuen der Siphonophoren. Die physiologische Deutung dieser Bildungen entbehrt bis jetzt noch aller unmittelbaren Begründung.

Den Mesenterialfäden an die Seite zu setzende Gebilde kommen bei den Larven von Anthozoen vor. Es sind keulenförmige im Magengrunde entspringende und vorstreckbare Organe, von BUSCH bei der als Dianthaea beschriebenen Anthozoenlarve beobachtet. (Beobachtungen über Anat. u. Entw. einiger wirbelloser Seethiere. Berlin 1851.) Ob sie sich direct in jene Fäden umwandeln, ist ungewiss. Jedenfalls müssten sie durch Diffe-

Fig. 20. Senkrechter Durchschnitt des Körpers einer *Actinie* (zur Hälfte). *t.* Tentakel. *v.* Magenwand. *s.* Septum der Leibeshöhle. *mf.* Mesenterialfilament. *ov.* Ovarium (nach HOLLARD).

renzirung der primitiven Magenhöhle ihre Ursprungsstelle aus dieser in die Centralhöhle des Gastrovascularapparates verlegen. Weniger zweifelhaft ist die Homologie dieser keulenförmigen Fortsätze mit ähnlich gestalteten Lappen die bei den Larven gewisser Ctenophoren aus der Magenhöhle hervorgestreckt werden. (Vergl. meinen Aufsatz über Ctenophoren; Arch. Nat. 1856.) Dieses scheinen aber hier nur provisorische Gebilde zu sein, da weder sie noch andere ähnliche Gebilde im Gastrovascularsystem der ausgebildeten Rippenquallen zur Beobachtung gekommen sind. —

Bezüglich der sogenannten Leberorgane der Cölenteraten ist noch anzuführen, dass den Velelliden eine sehr entwickelte Leber zugeschrieben wird. (Kölliker, Schwimmpolypen.) Das cölenterische Netz an der Unterfläche der Scheibe zeigt in den Wandungen seiner Canäle einen Beleg von Zellen die braungelbe Körner enthalten, und dadurch bildet sich der grösste Theil des dem Stamme zukommenden Gastrovascularsystems in einen besonderen Abschnitt um, der gegen den daraus hervorgehenden aus hellen Canälen bestehenden Theil sich unterscheidet. Will man auch diesem Abschnitte die Function eines gallebereitenden Apparates zusprechen, so darf man dabei nicht ausser Acht lassen, dass in Bezug auf die morphologischen Verhältnisse der Velelliden kein den gleichnamigen Gebilden der höheren Thiere morphologisch ähnliches Organ vorliegt, sondern dass diese »Leber« nur einen Theil des gesammten Gastrovascularsystems des Thierstockes vorstellt. Es entspricht den Canälen des Coenenchyms der Anthozoen, oder den gemeinsamen Canälen der Hydroidstöcke. Während aber bei diesen letztern eine dunkelgefärbte Auskleidung sich gleichmässig verbreitet, ist sie bei Velella und Porpita auf einen netzförmigen Abschnitt beschränkt. Somit kann dieses Verhalten als eine weitere Differenzirung betrachtet werden. Ob die »Lebercanäle« gleichmässig dicht mit Zellen gefüllt sind wie Kölliker anführt, scheint deshalb zweifelhaft, da sie in den hellen weisslichen Abschnitt des Canalsystems sich fortsetzen, in welch' letzterem ein Lumen vorhanden ist. Diese hellen Canäle des Coenenchyms zeigen in ihren weitern Abschnitten ein Wimperepithel. Die Verbindung des Lebernetzes mit dem centralen »Magen« findet durch spaltenartige Oeffnungen statt, die im Grunde des letzteren, bei Velella in zwei Reihen, bei Porpita in radiärer Anordnung, wahrnehmbar sind. Von den kleinen Ernährungsindividuen ist bei Velella ein Theil mit dem Lebernetze, ein anderer mit dem hellen Abschnitte des cölenterischen Canalsystems in Zusammenhang.

Excretionsorgane.

§ 58.

Da der Gastrovascularapparat sowohl der Nahrungsaufnahme als auch deren Veränderung vorsteht, und zugleich mit seinen Canalverzweigungen die Stelle von Kreislauforganen vertritt, sowie in ihm auch die Stelle gegeben sein wird, wo der sonst an besonderen Athmungsorganen localisirte Gasaustausch sich vollzieht: so wird vielleicht auch die Abscheidung der aus dem Stoffwechsel der Gewebe tretenden Materien in jenem Organsysteme stattfinden. Besondere Excretionsorgane sind nur bei sehr wenigen Cölenteraten bekannt. Von Einigen werden die Mesenterialfilamente der Actinien als solche betrachtet, da in diesem feste, concrementartige Gebilde, die namentlich gegen das freie Ende zu angehäuft sind, vorkommen. — Unter den Siphonophoren ist bei Porpita ein spongiös gebautes Organ, das unter dem scheibenförmigen Luftbehälter im Stamme der Colonie gelagert ist, gleichfalls als excretorisches nachgewiesen.

In den Mesenterialfäden der Actinien soll nach V. CARUS (Syst. d. thier. Morph. S. 148) Guanin nachzuweisen sein. Derselbe Stoff findet sich nach KÖLLIKER's Angaben im oben aufgeführten Organe bei Porpita (Schwimmpolypen von Messina. 1853. S. 63) Durch dieses chemische Verhalten des Excretes lässt sich die excretorische Function jener Organe als der Harnsecretion höherer Thiere analog ansehen. —

Organe der Fortpflanzung.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung.

§ 59.

Bei der Fortpflanzung der Cölenteraten treffen wir neben zahlreichen Formen ungeschlechtlicher Vermehrung, das Bestehen einer geschlechtlichen Differenzirung, welche in einzelnen Abtheilungen mit der ungeschlechtlichen Vermehrung sich verflechtend, eine Reihe der verwickeltsten Erscheinungen hervorruft.

Die ungeschlechtliche Vermehrung geschieht durch Theilung oder Knospenbildung, und führt in vielen Fällen zur Bildung von Thierstöcken der mannichfaltigsten Art. Finden diese Vorgänge am Körper einzelner Individuen oder an Stöcken statt, so nimmt immer der Gastrovascularapparat den innigsten Antheil. Bei den Einzelthieren nimmt die Knospung ebenso ihren Ausgang von jenem Organsysteme, wie jene Vorgänge auch bei den Thierstöcken durch die Canalwände des Cönenchyms geleitet werden. Ernährung, Wachsthum und Vermehrung zeigen sich hier aufs klarste in ihrer engen Verwandtschaft. Auch die Stätten, an denen die Geschlechtsproducte entstehen, sind fast immer mit dem Gastrovascularsysteme verbunden; Abschnitte des letzteren erzeugen bald Eier bald Samen und fungiren so als Geschlechtsorgane. Da diese Stellen häufig gar nicht durch besondere Einrichtungen von den benachbarten abgegrenzt sind, sind sie auch nicht als Organe im anatomischen Sinne anzusehen, und meistentheils sind sie nur zur Zeit der Entwickelung der Geschlechtsproducte unterscheidbar. Auch besondere Ausführwege fehlen. Die Beziehung dieser Theile zum Gastrovascularsystem bedingt die dort gegebene radiäre Anordnung auch für die Geschlechtsapparate, sowie dadurch auch alle Modificationen des ersteren an dem Verhalten des letzteren sich abspiegeln. Die Geschlechtsproducte werden bei oberflächlicher Lagerung der keimbereitenden Stellen unmittelbar nach aussen entleert. Sind sie tiefer im Körper eingebettet, so dienen die Hohlräume des Gastrovascularsystems als Ausführwege, und es erfolgt der Austritt schliesslich durch die Mundöffnung.

Die Beziehungen von beiderlei Geschlechtern zu einander sind verschieden. Sie sind bald auf einem Individuum vereinigt vorhanden, bald nach den Individuen getrennt, und diese Trennung kann sich sogar auf die Colonien fortsetzen, so dass es männliche und weibliche Thierstöcke giebt. Eine Reihe von einfachen bis zu den complicirtesten Einrichtungen bieten die Geschlechtsverhältnisse der *Hydromedusiden* dar. Unter den *Hydroiden* ist

Fig. 21.

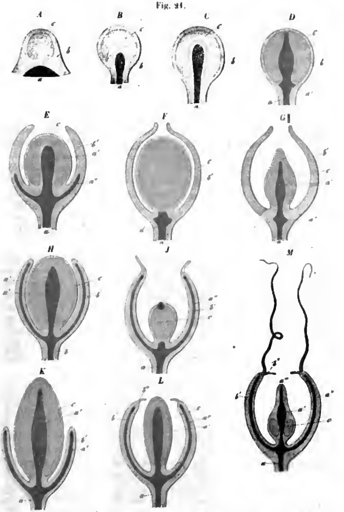


Fig. 21. *A—M.* Schematische Darstellung der Morphologie der »Geschlechtsorgane« bei *Hydroiden* (Durchschnittsbilder).

a. Allgemeine Leibeshöhle mit ihren Verlängerungen in die Knospengebilde. *a'* Fortsetzung der Leibeshöhle in einen der Magenhöhle einer Meduse analogen Hohlraum. *a''* seitliche Verlängerung der Leibeshöhle, die Radiarcanäle darstellend. *b.* »Mantel« als Aequivalent des Schirmes oder der Glocke einer Meduse, *b'*, in den vervollkommneten Bildungen *L. M* noch in eine besondere die Oeffnung des Mantels verengende Ringmembran, das Velum, *b''* übergehend. *c.* Geschlechtsproducte.

wohl bei Hydra der niederste Zustand gegeben, indem hier am Leibe des Polypen Wucherungen entstehen, die Samen oder Eier entwickeln. Bei anderen Hydroiden sind diese Knospen noch mit einer Fortsetzung des Gastrovascularapparates versehen, z. B. bei Hydraetinia (Fig. 21. *B. C.*), und so finden sie sich häufig in traubenförmige Gruppen vereinigt, die nur durch ihre Stiele mit dem Gastrovascularapparat der Polypen in Verbindung stehen (bei Tubularia). Diese Knospen erlangen bei anderen noch grössere Selbständigkeit, indem sie die vorerwähnten Stufen nur durchlaufen und sich derart weiter differenziren, dass ein peripherischer Theil vom centralen sich sondert, und mit letzterem am Stiele zusammenhängend, denselben mantelartig umgiebt. (Vergl. Fig. 21. *E—H.*) Im Axentheile der Knospe bilden sich immer die Geschlechtsproducte. Das Verhalten des vom Mutterthiere zur Knospe sich fortsetzenden Canals ist vielfach verschieden. Entweder dringt er nur bis in den Stiel der Knospe, oder er setzt sich auch noch in die kolbige Axe fort (*G*) oder er sendet endlich auch noch Fortsätze in den Mantel (*E*). Bei weiterer Entwickelung erlangt der letztere eine glockenförmige Gestalt, mit einer Mündung, gegen welche das freie Ende des die Geschlechtsproducte erzeugenden Axentheils gerichtet ist. Die Canäle des Mantels erreichen fernerhin den Rand und verbinden sich zu einem Ringcanal, oder zeigen mehr unregelmässige Anastomosen. Mit der Ausbildung des Mantels und seiner Radialcanäle ist die m e d u s i f o r m e Beschaffenheit der Knospe unverkennbar. Sie tritt noch deutlicher hervor mit dem Entstehen einer Randmembran mit den Anlagen von Tentakeln. Bei vielen Hydroiden bleibt die medusiforme Knospe in diesem Zustande, und der Axenkolben dient als Entwickelungsstätte der Zeugungsstoffe. Bei anderen erlangt letzterer eine weitere Differenzirung; indem sein Hohlraum nach aussen sich öffnet, wird er zum Magen der sich ablösenden Knospe, die jetzt, freigeworden, als M e d u s e erscheint, um erst später entweder noch in der Wand des Magens oder sonst am Gastrovascularsystem Zeugungsstoffe zu produciren. **D a m i t i s t a l s o e i n a u f s e i n e n n i e d e r e n S t u f e n a l s O r g a n e r s c h e i n e n d e s G e b i l d e z u e i n e m s e l b s t ä n d i g e n I n d i v i d u u m g e w o r d e n , w e l c h e s d e m T h i e r e a n d e m e s e n t s t a n d e n i n G e s t a l t u n ä h n l i c h , e r s t d u r c h s e i n e B r u t w i e d e r z u d e m f r ü h e r e n H y d r o i d z u s t a n d z u r ü c k k e h r t .** Jegliche von der Meduse auf ihrer Entwickelung durchlaufene Stufe kann im bleibenden Zustande repräsentirt sein, doch vertheilen sich diese Verhältnisse nicht gleichmässig auf die einzelnen Familien der Hydroidpolypen. Bei den einen bleiben die Geschlechtsknospen auf einer niederen Stufe stehen, während sie bei einer andern nahe verwandten Form zu Medusen werden, d. h. die Meduse erscheint dann als der geschlechtliche Zustand der Art, von der der Hydroidpolyp den ungeschlechtlichen vorstellt. Auch zeigen häufig die Knospen beider Geschlechter eine ähnliche Formdifferenz.

Man hat diese Erscheinung unter die Kategorie des »Generationswechsels« gebracht, doch wird dadurch eher eine blosse Bezeichnung als eine Erklärung gegeben, denn der Generationswechsel an sich ist ein unerklärtes Phänomen. Fasst man dagegen das Verhältniss in der Art, dass man es als

das Resultat eines Differenzirungsprozesses auf Grundlage der Arbeitstheilung betrachtet, durch den ein Organ sich zum neuen Individuum erhebt, so wird damit ein richtigeres Verständniss gewonnen. Die niedern Zustände der Geschlechtsknospen sind darnach zwar die morphologischen Aequivalente der Medusen, aber sie sind nicht etwa rückgebildete Medusen, denn die niedere Form muss als der frühere Zustand, die höhere, die Medusenform, als der spätere betrachtet werden. Die Erscheinung bildet damit ein Glied in der grossen Kette der Entwickelung höherer Organisationszustände aus niederen, und kann auch als ein Beispiel gelten wie sich ein Vorgang, dessen einzelne Stadien, auf lange Zeiträume vertheilt, erst in grossen Generationsreihen sich folgten, hier gleichsam in zusammengezogenem Zustande sich vor uns abspielt. In dieser Auffassung ist dieser »Generationswechsel« erklärbar. Es schwindet von ihm das Geheimnissvolle, sobald wir uns vorstellen, dass anfänglich die Geschlechtsprodukte erzeugenden Knospen des Hydroidenstockes durch Generationen sich weiter differenzirten, so das daraus allmählich medusiforme Gebilde, und schliesslich Medusen, hervorgingen. Die Knospung von Medusen wiederholt dabei den palaeontologisch auf lange Zeiträume ausgedehnten Vorgang in kurzer Frist. Die mannichfaltigen Zustände jener medusiformen Geschlechtsknospen erscheinen uns dann als Stadien in jenem Entwickelungsgange, die entweder stehen bleiben, d. h. sich stets nur bis zu jener Stufe erheben, oder vielleicht auch noch weiter entwickeln können. Gerade dadurch, dass sich bei den Hydroidpolypen jene mannichfaltigen Stadien als verschiedene Höhepuncte erhalten haben, bis zu denen in diesem oder jenem Falle die Differenzirung emporreicht, wird ein Blick auf die Gesammterscheinung sehr lehrreich.

Der Eigenthümlichkeit gegenüber, dass sich hier nur geschlechtlich sich differenzirende Individuen zu einer höheren Stufe heranbilden, indess die anderen die frühern Zustände fortsetzen, ist das Verhalten der Siphonophoren bemerkenswerth, wo alle Individuen des Stockes zu medusiformen Zuständen gelangt sind.

Aehnlich den Hydroidpolypen verhalten sich die *Siphonophoren*. Während bei ersteren die Arbeitstheilung der Colonien sich geringer entfaltet zeigt, und nur der Geschlechtsverrichtung vorstehende Individuen sich zu medusiformen Gebilden oder zu freien Medusen entwickelten, ist bei den Siphonophoren die Arbeitstheilung auf alle Individuen der Colonie übergegangen, und dieselben sind zugleich sämmtlich mehr oder minder deutlich nach dem Medusentypus gestaltet. Daher erscheint es hier weniger auffallend als bei den Hydroiden, wenn die Geschlechtsorgane der Colonien gleichfalls medusiform sind. Die »Geschlechtsknospen« sind meist in traubenförmige Büschel (Fig. 22. *Bg. Cg. E*) gruppirt und sitzen entweder unmittelbar am Stamme oder an Individuen anderer Art. Die Entwickelung der Medusengestalt ist in grösserem oder geringerem Grade deutlich, und es sind auch hier vielfache Uebergangsstufen bis zu vollkommen frei werdenden Medusen zu erkennen. Die letzteren verhalten sich dann wie die der Hydroidpolypen, indem sie erst nach der Ablösung sich geschlechtlich entwickeln.

Die Geschlechtsverhältnisse von *Hydra* repräsentiren nicht blos durch die Form der bezüglichen Organe den niedersten Zustand, sondern nehmen auch durch das Vorkommen von beiderlei Organen an einem Polypen eine tiefe Stufe ein. Die männlichen Organe entstehen am obern Theile des Körpers in der Nähe des Magens, die weiblichen am untern stielartigen Abschnitte. Die letzteren werden durch Knospen vorgestellt, die je eine ein Ei enthalten. (ECKER, Entwick. d. grün. Armpolypen. Freib. 1853.) Bei den übrigen Hydroidpolypen ist eine Differenzirung eingetreten, männliches und weibliches Geschlecht ist auf verschiedene Individuen vertheilt. Da die Hydroidenstocke je von einem Individuum ausgehen, so erstreckt sich dem entsprechend die geschlechtliche Trennung auch auf diese. — Die Ablösung der medusiformen Geschlechtsknospen vom

Fig. 22.

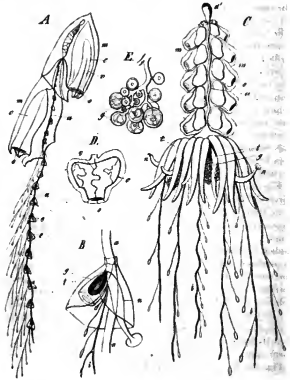


Fig. 22. *A. Diphyes campanulata.* *B.* Eine Gruppe von Anhangsgebilden vom Stamme derselben *Diphyes.* *C. Physophora hydrostatica.* *D.* Einzelnes Schwimmstück derselben. *E.* Weibliche Geschlechtstraube von *Agalma Sarsii.* *a.* Stamm oder Axe der Colonie. *a'* Luftblase. *m.* Schwimmstücke. *c.* Höhle in denselben, von einer contractilen Membran ausgekleidet. *v.* Canale in der Wand der Schwimmstückhöhle. *o.* Oeffnung des Schwimmstücks. *t.* Deckstücke (bei *C* in Taster umgewandelt). *n.* Magen. *i.* Senkfäden. *g.* Geschlechtsorgane.

Polypenstocke erfolgt auf verschiedenen Stufen ihrer Entwickelung, doch hat immer die Ausbildung des Schirmes, als des zur selbständigen Ortsbewegung dienenden Organes bereits stattgefunden. Eine Ausnahme bildet nach ALLMAN Dicoryne, wo in jeder Knospe eine die Geschlechtsproducte umschliessende Kapsel sich differenzirt, welche nach ihrer Ablösung mittelst eines Wimperüberzugs umherschwimmt.

Wie die stufenweise Ausbildung der Geschlechtsorgane zu selbständigen Organismen eine ausserordentlich mannichfaltige ist, so ist auch die Verbindung dieser Theile mit den Hydroidstöcken, oder vielmehr die Art ihrer Entstehung eine sehr verschiedene. Bei den Tubularien entstehen die Geschlechtsknospen in traubenförmigen Büscheln zwischen dem äusseren und inneren Tentakelkranze. An ähnlicher Stelle finden sich auch die einzelnen sprossenden Gemmen bei Pennaria. Bei den Coryneen (s. Fig. 23) entspringen sie selten zwischen, meist unterhalb der einzelnen den Körper besetzenden Tentakel. Unterhalb des Tentakelkranzes sitzen sie auch bei Hydractinia. Bei einzelnen Coryneen, wie bei Eudendrium, auch bei Campanularien, nehmen sie einen selbständigen Ursprung vom gemeinsamen Stocke, so dass sie bei ihrem ersten Auftreten von Polypen nicht zu unterscheiden sind. Fig. 24. $d\ d'\ d''$.) Dieses Verhältniss könnte zu einer Gleichstellung der polypenförmigen wie der medusiformen Gebilde eines Hydroidenstockes führen, so dass die medusiformen Theile nur modificirte, höher ausgebildete Individuen von Polypen vorstellen. Dasselbe Individuum würde dort zu einem Polypen, da zu einer Meduse sich entwickeln. Dieser Auffassung stellt sich die Erwägung entgegen, dass nicht die Colonie die bereits das Product eines ungeschlechtlichen Vermehrungsprozesses ist, sondern das einzelne Individuum zum Ausgange der Beurtheilung genommen werden muss, wobei nur die am Polypenleibe sprossenden Gebilde, wie bei Hydra, als Organe des Individuums erscheinen. Da nun auch der einfache Zustand dieser knospenden Organe als der niedere angesehen werden muss und von diesem aus alle Uebergangsformen bis zur frei werdenden Meduse sich vorfinden, so kann kein Bedenken bestehen, die medusiformen Gebilde wie die sprossenden Medusen als höher potenzirte, zu Medusen ausgebildete Organe zu betrachten. Mit anderen Worten: Individuen höherer Ordnung sind aus Individuen niederer Ordnung hervorgegangen. Mit dieser Bedeutung steht dann auch das allmähliche Auftreten grösserer Selbständigkeit bezüglich der Localität in Zu-

Fig. 23.



Fig. 24.

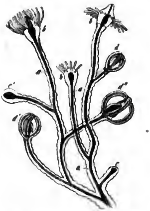


Fig. 23. *Syncoryne*, mit einer Anzahl daran knospender Medusen auf verschiedenen Stufen (a—e) der Entwickelung. Nach DESOR.

Fig. 24. Theil eines Stockes von *Eudendrium ramosum*. a. verzweigter Stamm der Colonie. b. einzelne Individuen. c. junge Knospe. c' etwas ältere Knospe. d. junge Medusengemme. d', d'' ältere Medusengemmen.

Zusammenhang. Die ursprünglich am Körper eines Hydroidpolypen entstehenden Gebilde nehmen ihren Ursprung vom gemeinsamen Stocke. Das letztere Verhältniss kann aber auch noch auf eine andere Weise hervorgehen, wie ich weiter unten zu erwähnen haben werde.

An Hydroiden-Colonien, deren Geschlechtsknospen im Leibe der Einzelthiere entstehen, macht sich zuweilen eine eigenthümliche Differenzirung der Individuen bemerkbar. Die Geschlechtsknospen tragenden Polypen zeigen den bei den sterilen Individuen den Magen einschliessenden Körperabschnitt verkümmert, und sind nur mit rudimentären Tentakeln besetzt (z. B. nach Van Beneden bei Hydractinia). Nach Allman ist ähnliches auch bei Heterocordyla vorhanden (Ann. nat. hist. III. xiv.), indess diese Theile an den sterilen Individuen wohl entwickelt sind. Somit fungiren die ersteren als ausschliesslich der Fortpflanzung dienende, die letzteren als Ernährungsthiere der Colonie. Ob die Verkümmerung der proliferirenden Individuen eine primäre ist, oder erst nachträglich entsteht, scheint noch nicht fest bestimmt. Sicher ist, dass bei einzelnen Arten auch an völlig unveränderten Polypen Geschlechtsorgane vorkommen können. (Wie Agassiz zeigte, geht dieser Polymorphismus sogar noch weiter, indem bei Hydractiniastöcken eine Zahl von Individuen auf noch niederer Stufe stehen bleibt, und mit einer festen Schichte überkleidet stachelartige Vorsprünge bildet, die als Schutzorgane der Colonie erscheinen.) Diese Rückbildung der geschlechtlich entwickelten Polypen findet sich noch weiter bei Campanularia vorgeschritten. Es ist hier zu beachten dass jedes Individuum des Stockes von einer becherförmigen Fortsetzung des äussern Gerüstes der Colonie umgeben ist. An den Geschlechtsknospen treibenden Individuen schwinden meist die Tentakel vollständig, so dass der Polypenleib nur durch einen Axenstrang vorgestellt wird, dessen Binnenraum nicht mit einer Mundöffnung, sondern blindgeschlossen endet. Die medusiformen Knospen entstehen aussen am rudimentären Polypenkörper, bald in grösserer bald in geringerer Anzahl, so dass die entwickeltsten am meisten gegen die Mündung des Becherchens gelagert sind, um dieselbe allmählich zu durchbrechen. Bald sind diese Knospen wirkliche Medusen, bald medusiforme, bald noch einfachere Gebilde. Durch Reduction der Zahl der sich bildenden Knospen entsteht aus jenem Verhältniss eine anscheinend complicirtere Form. Bleibt der Polypenleib auf einer niedern Stufe stehen, während sich an ihm, gewissermassen auf seine Kosten, nur eine medusiforme Knospe entwickelt, die das ganze Becherchen ausfüllt, so gewinnt es den Anschein als ob letztere ohne Beziehung zu einem individuellen Polypenleibe vom gemeinsamen Stocke entstanden wäre, indess in der That diesem Verhalten eine allmähliche und endlich vollständige Verkümmerung eines Polypenleibes zu Grunde liegt. Uebergangsstufen können das beweisen. Von diesem bei Campanularien sich treffenden Befunde aus, können auch jene anderen Formen von Sprossung medusiformer Gebilde oder wirklicher Medusen am gemeinsamen Stocke von Hydroidpolypen erklärt werden. — Rückbildungen von Hydroidenkörpern, oder vielmehr rudimentäre Entfaltungen derselben, kommen auch durch andere Weise zu Stande. Hierher rechne ich die von Allman untersuchte, von Busk als Nematophoren beschriebenen Theile (Ann. Mag. N. Hist. 1864) von Aglaophaenia und Antennularia. Die Verkümmerung dieser Individuen steht in Verbindung mit dem Mangel des Gastrovascularsystems.

Die Geschlechtsknospen der *Siphonophoren* zeigen im Ganzen die medusiforme Beschaffenheit deutlicher und gleichmässiger. Fast überall kommt es zur Differenzirung des glockenförmigen Medusenschirmes mit Radiärcanälen. Die letzteren sind häufig unregelmässig in ihrem Verlaufe und bilden mehrfache Anastomosen (Fig. 22 *E. g.*). In diesen Fällen ist die Knospe am geringsten differenzirt, es fehlt der centrale dem Magen der Medusen homologe Fortsatz des Gastrovascularsystems, ebenso Velum und Tentakeln. Bei den Diphyiden ist der Schirm sehr vollständig gebildet und mit Velum versehen. (Vergl. Fig. 22 *B. g.*) Es erfolgt eine Ablösung vom Stocke, und eine wenn auch nur

kurze Zeit dauernde freie Existenz. Eigenthümlich ist für die Diphyiden die Gruppirung der Geschlechtsknospen mit anderen polymorphen Individuen am Stamme der Colonie. Hier bildet (Fig. 22. *A*. *e*. und *B*.) je ein Magen, eine Geschlechtsknospe, sowie ein Fangfaden, alle zusammen von einem Deckstücke (*B*. *t*) beschützt, eine zusammengehörige Gruppe, die zu einer selbständigen Existenz hinführt. Solches tritt bei Abyla zu Tage, indem sich diese Gruppen vom Stamme ablösen, und frei umherschwimmen (Eudoxien), wobei die medusiforme Geschlechtsknospe als Locomotionsorgan fungirt. Bei den Velelliden wiederholt sich das oben für die Hydractinien Bemerkte, indem sich auch hier ein Dimorphismus zeigt, da die Geschlechtsknospen an den kleineren (abortiven) Ernährungsindividuen der Colonie entstehen. Sie entwickeln sich zu medusiformen Gebilden die erst nach ihrer Ablösung vom Stocke als freie Medusen zur geschlechtlichen Entwickelung kommen. Die Siphonophoren-Colonien sind meist beiderlei Geschlechtes, doch hat sich bei manchen eine Trennung der Geschlechter vollzogen, z. B. bei Diphyes quadrivalvis.

Ausser der bereits angeführten Literatur über Hydroiden und Siphonophoren ist hervorzuheben Sars, Beskrivelser og Jagttagelser over nogle moerkelige, eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr. Bergen 1835. Steenstrup, Ueber den Generationswechsel. Kopenhagen 1842. Gegenbaur, Zur Lehre vom Generationswechsel. Würzb. 1854. Allman, reproductiv System in the Hydroida (Report of the british Association for 1863.).

Geschlechtsorgane.

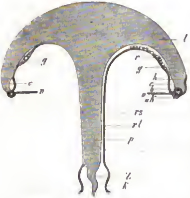
§ 60.

Die Bildungsweise der medusiformen Organe bei den Hydroidpolypen als äussere Knospen bedingt Beziehungen der Geschlechtsorgane zum cölenterischen Ernährungsapparate. Bereits oben wurde bemerkt, wie ein Fortsatz des Gastrovascularsystems in die Genitalknospe tritt, und bei Complication derselben noch in den die Glocke der Medusenform bildenden Mantel sich verzweigt. Die sich entwickelnden Geschlechtsproducte finden sich daher bei vielen der niederen Medusen (Leptomedusen) in derselben Weise wie an den medusiformen Knospen der Hydroidpolypen. Wie es dort die Wand des in den Mantel vorragenden Kolbens war, ist es hier die Wand des Magens, zu welchem jener Kolben sich entwickelte. Hier entstehen die Keimstoffe in Längswülsten, welche der Zahl der Radien entsprechen. Männliche und weibliche Apparate sind stets auf verschiedene Individuen vertheilt. Bei anderen sind es die Radiärcanäle, deren ausgebuchtete Wandungen auf kürzere oder längere Strecken als Geschlechtsorgane fungiren, so dass die Zahl der letzteren wiederum vom Gastrovascularapparat abhängig ist. Alle diese bei Oceaniden, Eucopiden, Thaumantiaden (vergl. oben Fig. 16) und Aequoriden gegebenen Verhältnisse bedingen grössere oder kleinere Vorsprünge an der Unterfläche des Schirmes, welche als Aussackungen des Gastrovascularsystems sich darstellen. Dieses Verhalten entspricht der Enge der Radialcanäle; zur Vergrösserung der Wandfläche werden Aussackungen verwendet, die von verschiedener Form und verschiedenem Umfange sich darstellen. Sie fehlen bei taschenartiger Erweiterung der Radialcanäle. Bei Geryoniden und Aeginiden ist die (untere) Wand der

Radialtaschen (Fig. 25. r) die Keimstelle der Zeugungsstoffe (g), die hier niemals sackförmige Ausbuchtungen bewirken. Bei den Geryoniden bilden die Geschlechtsstoffe blattförmige Ausbreitungen (Genitalblätter).

Der Austritt der Zeugungsstoffe erfolgt durch Ruptur des Gewebes. Wo Hoden oder Ovarien in die Magenwand eingebettet sind, treten Samen und Eier in der Regel unmittelbar nach aussen, und ebenso da wo die Aussackungen weiter von den Radialcanälen sich ausziehen.

Fig. 25.



Die *Lucernarien* zeigen die Geschlechtsorgane in Form von acht radiär gestellten Längswülsten an dem der Subumbrella der Medusen entsprechenden Körpertheile, von wo sie in die Taschen des Gastrovascularraumes Vorsprünge bilden. Sie repräsentiren dadurch eine Mittelform zwischen dem Verhältnisse der craspedoten Medusen und der Acraspeda.

Bei den höheren Medusen treten die Geschlechtsorgane immer in ganz gleichen Beziehungen auf und ihre Lagerungs- und Formverhältnisse sind viel weniger mannichfach. Sie bestehen aus vier oder acht halbmondförmig gebogenen und rosettenartig auf der Unterfläche des Schirmes angeordneten Krausen (s. oben Fig. 17. *ov*), die in Ausbuchtungen des Gastrovascularsystems eingebettet sind. Sie liegen entweder in Vertiefungen der Unterfläche der Scheibe geborgen oder hängen, oft in vielfachen Faltungen, frei hervor.

Ueber die Lage, Zahl und Ausdehnung der Geschlechtsorgane der niederen Medusen sei nur Einiges bemerkt. Die bei Oceaniden längs des Magens vorkommenden Keimstätten sind zuweilen auf verschiedene Höhen vertheilt wie bei Sarsiaden (S. strangulata nach ALLMAN). Auch das gleichzeitige Vorkommen der Geschlechtsorgane am Magen und an den Radialcanälen ist beobachtet. An den Radialcanälen ist jede Stelle, vom Ursprung aus dem Magen oder der Centralhöhle, bis zum Randcanale, zur Function als Geschlechtsorgan geeignet, doch steht für die einzelnen Gattungen eine bestimmte Oertlichkeit fest. Bei Beschränkung des Organs auf einen kurzen Abschnitt eines Radialcanals bilden sie häufig eine sackförmige Verlängerung. Bei Circe digitalis sind die 6 Geschlechtsorgane am auffallendsten in diesem Verhalten, indem sie der Tiefe der Glocke entsprechend lange Schläuche bilden. Die Fortsetzung des Radialcanals ins Innere derselben lässt auch

Fig. 25. Schema eines radialen Verticalschnittes durch eine geschlechtsreife *Geryonida* (Carmarina hastata), rechts durch einen Radialcanal in seiner ganzen Länge, links durch den Seitenflügel eines Genitalblattes in einer interradialen Ebene geführt. *b.* Randbläschen. *c.* Ringgefäss. *g.* Geschlechtsproducte. *h.* Mantelspange. *k.* Magen. *l.* Gallertmantel. *p.* Magenstiel. *r.* Radialcanal. *rl.* innere, *rs.* äussere Wand desselben. *nk.* Knorpelring. *v.* Velum. *Z.* Zungenartiger Fortsatz des Mantelstiels. (Nach E. HÄCKEL.)

in diesen Gebilden nur modificirte Wandungen des Gastrovascularsystems wahrnehmen. Etwas abweichend verhält sich Eleutheria, wo männliche und weibliche Producte auf der Rückenfläche zwischen Ekto- und Entoderm entstehen. Die Eier entwickeln sich hier zu Embryonen und bilden buckelförmige Auftreibungen, die durch Bersten die Jungen austreten lassen. (Krohn, Arch. f. Nat. XXVII.) Der Geschlechtsapparat scheint hier entsprechend der mangelnden Ausbildung der Gallertscheibe und des peripheren Gastrovascularsystems auch die radiäre Anordnung aufgegeben zu haben, und in dieser Hinsicht ist dies Verhalten von Bedeutung, weil es für die Wechselwirkung der anatomischen Beziehungen ein deutliches Beispiel abgiebt.

Aus den Eiern der meisten Familien der craspedoten Medusen (Oceaniden, Eucopiden, Thaumantiaden, Aequoriden) gehen bewimperte Embryonen (Planulae) hervor, die nach einem Schwärmstadium sich festsetzen und zu Hydroidpolypen sich umbilden. Dadurch kommt der Entwickelungskreis dieser durch einen merkwürdigen Differenzirungsprozess entstehenden Organismen zum Abschluss. Dazwischen liegen aber neue Complicationen durch eine in der Familie der Oceaniden verbreitete ungeschlechtliche Vermehrung. Sowohl bei Sarsia, Lizzia u. m. a. kommt Vermehrung durch Sprossung vor. Bald am Magen bald am Ringcanale der Meduse, im letztern Falle meist an der Tentakelbasis, entstehen neue Individuen. Bei einer der Gattung Steenstrupia nahestehenden Form bilden sich sogar rasch hintereinander neue Generationen, indem eine knospende Meduse noch vor ihrer Ablösung wieder neue Knospen hervorgehen lässt. (Meduse von Hybocodon prolifer Ag. Aehnlich verhalten sich die Medusen von Coryne fritillaria.)

Eine ähnliche ungeschlechtliche Vermehrung herrscht auch bei Aeginiden, deren Magengrund gleichfalls Medusensprossen erzeugt. An einer dieser homologen Stelle ist auch bei den Geryoniden eine Medusensprossung beobachtet. Der kegelförmige Vorsprung im Magengrunde der Geryonien (Carmarina) erzeugt nach Haeckel's Entdeckung reiche Folgen von Medusensprösslingen, die aber den Aeginiden (Cunina) angehören. So sind also durch diese Form der Fortpflanzung (Alloeogenesis) diese beiden Familien enge verwandt, und repräsentiren nur verschiedene Formzustände eines und desselben Entwickelungskreises, der durch eine doppelte geschlechtliche und doppelte ungeschlechtliche Vermehrung ansehnlich erweitert ist.

Unter den höheren Medusen ist durch die Entwickelung ein wenn auch entfernter Anschluss an die niederen gegeben. Bei Cephea, Cassiopea, Aurelia bildet sich aus dem Eie ein wimpernder Embryo, der sich festsetzt (Fig. 26. 1. 2. 3) und in einen Polypen sich umwandelt, den man vor Kenntniss seiner Beziehungen zu den Medusen als Hydra tuba bezeichnet hatte. Durch einen Sprossungsprozess entstehen aus ihm junge Medusen. (Fig. 26. 4. 5.) Bei Pelagia kommt dieses einen Generationswechsel bildende polypenförmige Stadium nicht mehr vor, sondern es entwickelt sich die junge Meduse direct aus dem Eie. (Krohn, Arch. f. Nat. XXI. S. 491. Auch Agassiz, op. cit.)

Fig. 26.

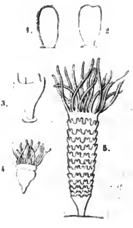


Fig. 26. Jugendzustände von *Aurelia aurita*. 1. Planulaform, sich festheftend. 2, 3 Uebergang in die Polypenform. 4. Beginn der Metamerenbildung. 5. Fortgesetzte Metamerenbildung (Strobila) und Differenzirung derselben. (Nach Sars.)

Die Erscheinung dieses Vorganges ist von jener bei den Hydroidpolypen geschilderten gänzlich verschieden, sowie auch die Polypen, an deren Organismus sie sich vollzieht, verschieden organisirt sind. Die polypenförmige Amme der acraspeden Medusen nimmt den Hydroidpolypen gegenüber eine höhere Stufe ein, indem das Gastrovascularsystem complicirter sich darstellt. Was nun die Verhältnisse des Vorgangs selbst betrifft, so ist die Medusenerzeugung an den Hydroidenstöcken als eine Differenzirung von Organen (Ausbildung von Individuen* zweiter Ordnung zu Individuen fünfter Ordnung (nach HAECKEL) zu beurtheilen, indess die andere Form des Generationswechsels, bei den acraspeden Medusen aus einer Betheiligung des Gesammtorganismus an einer Metamerenbildung hervorgeht. Es ist eine Knospenbildung am Jugendzustande des Thieres. Demgemäss reiht sich auch das Verhalten von Pelagia sehr einfach dem der andern einen Generationswechsel besitzenden Medusen an. Die aus dem Ei der Pelagia entstehende Larve entspricht nämlich ganz jener der andern, und repräsentirt eine schwimmende Polypenform, die allmählich zur Meduse sich ausbildet. Ich sehe diesen Vorgang als nicht aus dem andern entstanden an und betrachte ihn vielmehr dem primären näher stehend, bei dem nur das sich Festheften der polypenförmigen Larve ausfiel. Der primäre Zustand wird also so gedacht werden müssen: Ein festsitzendes polypenförmiges Wesen entwickelt sich allmählich zur freien Meduse, deren Ontogenese den palaeontologischen Entwickelungsgang wiederholt. Von da erfolgt dann die Sonderung. In einem Falle bleibt der festsitzende Polyp immer kürzere Zeit in diesem Zustande, die Umwandlung in die Meduse erfolgt in immer früheren Stadien. Endlich setzt sich die Larve gar nicht mehr fest, sondern macht ihre Differenzirung schwimmend durch (Pelagia). Im andern Falle bleibt die polypenförmige Larve länger festgeheftet, wächst unter günstigen Ernährungsverhältnissen, und schickt sich in Folge dessen zur Metamerenbildung an (Strobilaform). Jedes einzelne Metamer geht dann allmählich dieselbe Differenzirung ein, die ohne die Metamerenbildung die ganze Larve getroffen hätte (Cephea, Aurelia, Cyanea). Vergl. SARS, Beskrivelser. v. SIEBOLD, Beiträge zur Naturgesch. Danzig 1839. DALYELL, Rare and remarkable animals. FRANTZIUS, Z. Z. IV. S. 118. und neuestens AGASSIZ, Contributions IV.

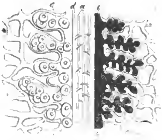
§ 61.

Die Einrichtung der Geschlechtsorgane der *Anthozoen* bietet nur wenig mannichfaltige Verhältnisse dar. Immer ist die der Nahrungshöhle zugekehrte Binnenfläche des Körpers die Bildungsstätte der Zeugungsstoffe, so dass die letzteren durch den Magen nach aussen gelangen. Am häufigsten fungiren die Septa der Körperräume, oder deren in den Centralraum sich fortsetzende Leisten als solche Organe, wie ersteres bei den Actinien, letzteres bei Alcyonarien (Fig. 18. *B*), aber auch bei Polyactinien der Fall ist. Gewöhnlich sind auch hier die Geschlechter getrennt, doch sollen auch Zwitterbildungen vorkommen, wobei an der einen Fläche eines Septums männliche, an der andern weibliche Zeugungsproducte entstehen.

Der peripherische Abschnitt des Gastrovascularsystems repräsentirt bei den *Ctenophoren* die Keimstätte. Diese Cölenteraten entfernen sich also auch darin nicht von den typischen Verhältnissen. Von den längs den Schwimmplättchenreihen verlaufenden Canälen entwickeln sich seitliche blindsackartige Ausstülpungen, in denen Samen und Eier entstehen (Fig. 27. *b. c.*).

Die eine Seite eines Radialcanals ist mit Eifollikeln, die andere mit Hodenläppchen besetzt, die Zwitterbildung wiederholt sich somit für jedes radiale Körpersegment. Das Canalsystem dient zur Ausleitung. Es ist also hier ein mit einem Theil der Anthozoen völlig übereinstimmendes Verhalten erkennbar, und indem man die zwischen zwei Radialcanälen gelegene Leibessubstanz einem Septum der Anthozoen vergleicht, findet man auch die Vertheilung der Keimstätten beiderlei Geschlechter unter denselben Beziehungen.

Fig. 27.



Die ungeschlechtliche Vermehrung ist unter den Anthozoen in grosser Ausdehnung vorhanden. Theilung findet sich bei allen colonirbildenden Polyactinien. Durch nicht zum Abschluss kommenden Theilungsprozess gehen die eigenthümlichen Zustände der Fungia, Maeandrina u. a. hervor. Knospenbildung ist bei den Actinien beobachtet. Von Gosse (Actinologia britt.) bei Sagartia und Actinoloba. Von eben demselben Längstheilung bei Anthea cereus. Bei den Octactinien scheint die Vergösserung der Stöcke vorwiegend durch Sprossung zu erfolgen, welche vom Gastrovascularsystem des Cönenchyms ihren Ausgang nimmt.

Dritter Abschnitt.

Würmer.

Allgemeine Uebersicht.

§ 62.

Die in den Stamm der Würmer vereinigten Classen werden durch Organismen repräsentirt, von denen zwar viele nahe verwandtschaftliche Verhältnisse zu einander darbieten, jedoch keineswegs scharf von anderen Kreisen geschieden sind. Ihre Verwandtschaft unter sich verhält sich ziemlich gleich der Verwandtschaft mit anderen Stämmen, denn sie vereinigen in sich Formen, welche sowohl an Echinodermen als an Gliederthiere und Mollusken, ja sogar an Wirbelthiere Anschlüsse bieten. Demgemäss ist die Gruppe der

Fig. 27. Geschlechtsorgane von *Beroe rufescens* in ihrem Verhalten zu einer Strecke eines Radialcanals. *a*. längs des Canals (*d*) verlaufende Streifen (Muskeln?). *b*. Samenerzeugende Seite. *c*. Ovarialseite mit Eiern. (Nach Will.)

Würmer als eine Ausgangsgruppe anzusehen, von welcher Differenzirungen in andere Kreise überführen. Soweit sie aus der gegenwärtigen Periode uns bekannt vorliegt, enthält sie daher weniger in einen gemeinsamen Typus abgeschlossene und auseinander ableitbare Reihen von Organisationszuständen, als unter sich nur in geringerem Maasse verbundene und zuweilen sogar vollständig isolirte Formen. Keine Abtheilung führt leichter zur Einsicht in das Verhältniss der gegenwärtigen Entwickelungsperiode thierischer Organisation, als die der Würmer. Sie zeigt uns neben grossen und reichen durch enge Verwandtschaft verknüpften Formenreihen sehr viele fremdartige Einzelzustände als nicht weiter differenzirte Formen, die durch ferner fortgesetzte Differenzirung der ursprünglichen verwandten mit diesen nur undeutliche Verbindungen zeigen.

Im Allgemeinen ist die bilaterale Symmetrie des Körpers durchgebildet, oder genauer die eudipleure Grundform nach Häckel, doch bestehen auch mehrfache niedere Formzustände. Der meist weiche, walzenförmige oder plattgedrückte Leib lässt Rücken- und Bauchfläche unterscheiden; der ventralen Fläche gehört die Mundöffnung an, die meist an dem bei der Ortsbewegung vorne befindlichen Körperende liegt. An der Rückenfläche liegt bei vielen der After. Solches ist auch da noch deutlich, wo beide Oeffnungen scheinbar an den beiden Enden der Längsaxe des Leibes angebracht sind. Wo eine radiäre Körperform durch Ausprägung einer Längsaxe auf der zwei gleichbedeutende Queraxen stehen, an die Cölenteraten sich anreihen liesse, wird durch das Vorkommen hohler nicht dem Verdauungsapparate angehöriger Binnenräume ein bestimmtes Charakteristikum gesetzt.

In den niederen Abtheilungen erscheint der Körper gleichartig, einheitlich, in den höheren dagegen gliedert er sich, meist mit grösserer Ausdehnung in die Länge, in eine Anzahl in verschiedenem Grade deutlicher Segmente, welche Wiederholungen einer und derselben Bildung vorstellen. Dadurch zerfällt der ganze Leib in eine Reihe einander gleichwerthiger Abschnitte, Metameren. So erhalten wir zwei grosse Gruppen, ungegliederte und gegliederte Würmer. Die letzteren theilen sich wieder in solche, bei denen die Gliederung nur auf die äusseren Organe beschränkt ist, und in jene, welche auch an den inneren Organen, namentlich am Nervensystem, eine Gliederung aufweisen. Bei der Gruppirung der einzelnen Abtheilungen der Würmer hat man im Auge zu behalten, dass die Hauptabtheilungen nicht über, sondern neben einander stehen, dass die höher differenzirten Formen nicht immer auf die niederen in der Weise, wie sie uns in der gegenwärtigen Periode bekannt sind, zurückgeführt werden können.

Als unterste Abtheilung mag die Classe der *Plattwürmer* gelten. Der einheitliche, ungegliederte Organismus derselben steht auf sehr verschiedenen Stufen der Organisation. Davon nehmen die unterste die *Turbellarien* ein. In mancher Hinsicht (nicht blos durch die allgemeine Bewimperung des Körpers) schliessen sie sich an die Ciliaten unter den Infusorien an, und sind vielleicht aus ihnen hervorgegangen. Sie zerfallen in rhabdocöle und dendrocöle, von denen die ersteren wieder je nach dem Besitz oder dem Mangel eines Enddarmes abgetheilt werden können.

Als eine zweite Ordnung betrachte ich die *Trematoden*, welche an die dendrocölen Turbellarien sich reihen. Mit der parasitischen Lebensweise sind hier mehrfache Modificationen aufgetreten, die theils als Rückbildungen, theils als weitere Differenzirungen aus der Anpassung an geänderte Lebensbedingungen zu erklären sind. In demselben Maasse, als sich die dritte Ordnung, die der *Cestoden*, von den Trematoden ableiten lässt, entfernt sie sich von den Turbellarien. Durch die bei vielen vorhandene radiäre Gestalt des ursprünglichen Körpers (zwei gleiche Queraxen auf einer Längsaxe) scheinen sie noch unter die Würmer hinabzureichen. Ein neues umgestaltendes Moment tritt in der Andeutung einer Gliederung des Körpers auf. Sie führt als Sprossung zu einer Neubildung vom sprossentreibenden Körper verschiedener mehr oder minder selbständig werdender Individuen. Bei Vereinigung der Sprösslinge sind dimorphe Thierstöcke das Resultat, indem der sprossenbildende Organismus von jenem der Sprösslinge verschieden ist und ungeschlechtlich bleibt, indess letztere geschlechtlich sich entwickeln. Am höchsten unter den Plattwürmern stellen sich die *Nemertineen* dar. Durch gewisse Formen (Prorhynchus) bieten sie Verbindungen mit den Turbellarien. Ihre ganze Organisation jedoch entfernt sie von diesen, und lässt eine Annäherung an die Anneliden erkennen.

Die Classe der *Rundwürmer* (Nemathelminthen) stellt sich am meisten abgeschlossen dar. Diese grossentheils parasitisch lebenden Organismen stehen fast ohne alle nähere Verwandte, und können nur von Formen abgeleitet werden, welche eine tiefere Stufe einnehmen, als die gegenwärtig bekannten Plattwürmer. Ich unterscheide bei ihnen zwei Ordnungen, die der *Nematoden* und *Gordiaceen*. An die Rundwürmer schliesse ich die nur durch eine Gattung (Sagitta) vertretene Classe der *Chaetognathi* (L.T.). In der Leibesform mit den Rundwürmern Aehnlichkeit besitzend, weichen sie in der Organisation bedeutend von ihnen ab. Doch ist nicht unwahrscheinlich, dass ihnen mit den Rundwürmern eine gemeinsame Ausgangsform zu Grunde liegt.

Den Rang einer besonderen Classe verdienen die *Bryozoen*, die man zumeist den Mollusken zugetheilt hatte. Während Gründe bestehen sie dort auszuschliessen, ist keiner vorhanden der ihrer Einordnung in die Würmer entgegentrete. Ein enger Anschluss an eine der anderen Classen ist ebensowenig als bei der folgenden sicher nachzuweisen.

Die zweite grosse Gruppe der Würmer bilden theilweise gegliederte Formen. Sie sind vielfach mit den ungegliederten verknüpft, wie auch bei diesen die Bildung mehrfacher gleichwerthiger Körperabschnitte (Metameren) hie und da bereits angedeutet war. Diese Gliederung prägt sich nicht sofort an allen Organen aus, weshalb wir hier zwei Zustände auseinander halten müssen. Bei dem einen betrifft sie nur die äusseren Theile, den Hautmuskelschlauch, während die inneren Organe einfach bleiben, so dass also nur in sehr beschränktem Sinne von einer »Metamerenbildung« die Rede sein kann.

Hieher gehört die Classe der *Räderthiere*, die ich früher nach Leydig's Vorgange den Arthropoden beizählte. Die Gliederung des Körpers betrifft

nur das Integument. In dem Besitze eines Wimperorgans kommen sie mit niederen Entwickelungsstadien von Anneliden überein. In mehren Puncten der inneren Organisation bieten sie Verwandtschaft mit Plattwürmern. Somit stellen sie eine Mittelform vor, die auf entfernt liegende Verbindungen hinweist.

Als Repräsentant einer besondern Classe muss Balanoglossus gelten. Durch die Beziehung des Respirationsapparates zu dem Darmcanale kann diese Abtheilung als die der *Enteropneusti* unterschieden werden. Eine Metamerenbildung ist nicht in dem Maasse wie bei Anneliden entwickelt, aber viel weiter fortgeschritten als bei den Nemertinen, an welche manche Einrichtungen erinnern.

Hieran schliesse ich die Classe der *Tunicaten*, die man eine Zeit lang den Mollusken zugetheilt hatte. Durch die bestehende Umwandlung des vordersten Abschnittes des Nahrungscanals in eine Athemhöhle bestehen engere Beziehungen zu den Enteropneusten, mit denen sie vielleicht zu vereinigen sind. Das genannte Verhalten lässt sie zugleich als dem Molluskenstamme entfernt stehend beurtheilen. Ihrem ursprünglichen Zustand am nächsten findet sich die Abtheilung der *Appendicularien*: Es sind schwimmende Tunicaten mit schwanzartigem Ruderorgan. Diese Form durchlaufen die ersten Entwickelungszustände einer andern Abtheilung, der *Ascidien*, die Athemhöhle behält am deutlichsten die ursprünglichen Beziehungen. Sie sondern sich in Monascidien und Synascidien (Haeckel). Als eine besondere Abzweigung vom Stamme der Ascidien sind die *Pyrosomen* anzusehen. Sie haben mit den folgenden die einander entgegengesetzte Lage von Eingangs- und Auswurfsöffnung des Körpers gemeinsam. Dieses sind die Unterclassen der *Cyclomyarier* (Doliolum) und der *Salpen*. Die erstere ist durch den Besitz eines Ruderschwanzes während des Larvenzustandes den Ascidien mehr als die andere genähert.

Für ebenso selbständig halte ich die Classe der *Gephyreen* oder Sternwürmer. Durch die bei einigen angedeutete Metamerenbildung nähern sie sich den Anneliden. Mehrere Organsysteme jedoch, welche bei den letzteren in der Gliederung des Körpers mit inbegriffen sind, stehen noch ausserhalb derselben, doch bieten sich hier sehr grosse Verschiedenheiten. Während bei den Echiuriden eine Gliederung zwar spärlich aber doch deutlich zu erkennen ist, fehlt solche den Sipunculiden. Ueberhaupt bieten die einzelnen Gattungen in ihrer Organisation tiefer greifende Eigenthümlichkeiten als die Familien anderer Würmer. Die meisten erscheinen vielmehr als Repräsentanten von weiteren Abtheilungen, von Ordnungen. Wie durch die Organisation entfernen sie sich durch ihre Larvenformen von den Anneliden.

Ob man die *Acanthocephalen* mit den Gephyreen in eine grössere Abtheilung vereinigen kann, wie solches vorgeschlagen wurde, scheint mir noch zweifelhaft. Gemeinsames besitzen sie nur in der Anordnung der Musculatur, indess die übrigen Organsysteme beträchtlich verschieden sich verhalten. Würde die Zusammengehörigkeit beider sich bestimmter begründen lassen, so wären die Acanthocephalen jedenfalls als durch den Parasitismus degenerirte Formen anzusehen.

Auf gleiche Stufe mit den Gephyreen und Räderthieren muss ich die *Onychophoren* (GRUBE) stellen, die wie die Enteropneusti nur durch eine einzige Gattung (Peripatus) repräsentirt sind. Sie scheinen noch früher als die vorhergehenden von einer den Würmern zu Grunde liegenden Urform sich abgezweigt zu haben, und weisen in ihrer Organisation auf eine gemeinsame Abstammung mit gegliederten Organismen, welche in höhere Zustände, wie wir sie bei den Arthropoden finden, übergegangen sind. Jedenfalls ist ihre Verwandtschaft mit den Ringelwürmern keine sehr nahe, und die Gliederung ist eine mehr äusserliche, durch welche das Nervensystem gänzlich unberührt bleibt.

Die in den voraufgeführten Classen nur theilweise vollzogene Gliederung des Organismus in auf einander folgende gleichwerthige Abschnitte (Metameren) ist bei den *Annulaten* durchgebildet. Sie drückt sich meist äusserlich und innerlich aus, und da wo man sie auch äusserlich nicht sofort bemerkt, fehlt sie doch nicht an den inneren Organen. Die Erscheinung der Metamerenbildung ist von dem bereits bei den Cestoden erwähnten Sprossungsprozesse abzuleiten. Während dort die Producte der Sprossung sich ablösten, um selbständige Individuen zu bilden, bleiben sie bei den Annulaten zu Einem Organismus vereint. Durch die Abhängigkeit der einzelnen Metameren von einander vermittelst der Gemeinsamkeit gewisser Organsysteme, verlieren dieselben an Selbständigkeit um ebensoviel als der ganze Organismus dadurch an Einheit gewinnt. Sowohl dieses Verhalten, als auch die höhere Differenzirung des Muskel- und des Nervensystems und der sensorischen Endapparate der letzteren, lassen die Annulaten an die Spitze der Würmer stellen. Was in den übrigen Abtheilungen nur vereinzelt angedeutet war, kommt bei den Annulaten zur vollkommneren Entfaltung.

Als unterste Classe betrachte ich die *Hirudineen*, deren Organisation noch vielfach an niedere Würmer, speciell an dendrocöle Turbellarien und Trematoden erinnert. Mit den letzteren haben sie überdies eine verschiedengradig entwickelte parasitische Lebensweise gemein. Die Metamerenbildung ist nur in einzelnen Fällen äusserlich (Branchellion, Branchiobdella), sonst nur an inneren Organen ausgesprochen. Was bei den Egeln als Ringelbildung der Haut erscheint, hat nichts mit der Metamerenbildung zu thun, es ist dieselbe Erscheinung, die auch manchmal bei Nematoden sich findet. Die Puncte worin die Hirudineen mit den Plattwürmern Verwandtschaft zeigen, begründen ihre schärfere Trennung von den Anneliden und postuliren für beide eine getrennte Abstammung. Die *Anneliden* zeigen die Metamerenbildung immer auch äusserlich ausgedrückt. Eine Abtheilung, die der *Drilomorpha* (HÄCKEL) unterscheidet sich durch den Besitz von Borsten von den Hirudineen, sowie durch den Mangel von Gliedmaassen von der folgenden Unterabtheilung. Innerhalb dieser Gruppe können zwei Unterordnungen aufgestellt werden, die *Scoleinen* und die *Haliscolecinen* (V. CARUS), von denen die letzteren durch ihre Organisation der folgenden Ordnung näher rücken. Diese wird durch die *Chätopoden* gebildet. Die Entwickelung paariger meist borstentragender Gliedmaassenrudimente (Fusstummeln) sowie anderer Anhänge an den einzelnen Metameren zeichnet sie aus. Wo die

Fusstummeln fehlen scheinen Rückbildungen vorzuliegen. Die Gliederung des Körpers verhält sich nicht immer gleichmässig; nicht selten sind einzelne Metameren von andern beträchtlich verschieden, zuweilen zeigt sich eine grössere Anzahl von Segmenten in dieser Verschiedenheit von den übrigen, und daraus gehen ungleichwerthige Abschnitte des Körpers hervor. Diese Erscheinung der Heteronomie der Segmente besteht in grosser Mannichfaltigkeit, sie beschränkt sich mehr auf die äusserlichen Zustände, betrifft seltener die inneren Organe. Als Unterordnung der Chätopoden erscheinen frei lebende Ringelwürmer, *Vagantes*; sie repräsentiren die am wenigsten modificirte Annelidenform. Von ihnen zweigt sich als kleine Abtheilung die der *Gymnocopa* ab, mit der eigenthümlichen Gattung Tomopteris. Endlich ist von der ersten auch die Unterordnung der *Tubicolae* Röhrenwürmer) abzuleiten. In der Organisation an die Vagantes sich anschliessend, bieten sie solche Modificationen, die durch festsitzende Lebensweise bedingt erscheinen.

Den *Plattwürmern*, speciell den Turbellarien, reihen sich noch manche Thiere an, die in keine der angeführten engeren Abtheilungen gebracht werden können. Solche isolirte Formen stellen die Gattungen Ichthydium und Chaetonotus vor (M. Schultze, A. A. Ph. 1853. S. 241), von denen die erstere in Manchem auch an Ringelwürmer erinnert. Die Beziehungen der ungegliederten Würmer zu den gegliederten ergeben sich von sehr verschiedenen Puncten aus, und es ist anzunehmen, dass die Entstehung gegliederter Organismen nicht blos Einen Ausgangspunct hatte. Daher ist für jetzt auch gar nicht zu bestimmen, wo solche Uebergänge wirklich statt hatten. Zu constatiren bleibt nur die Thatsache, dass an vielen ungegliederten Wurmorganismen die Anbahnung einer Segmentirung des Körpers nicht zu verkennen ist. Wir sehen darin den Uebergang in gegliederte Formen im Allgemeinen ohne daraus den Uebergang in bestimmte Arten von Ringelwürmern unmittelbar ableiten zu dürfen. Letzteres ist nur dann thunlich, wenn wir für die Ringelwürmer ähnliche Formen voraussetzen. Indem die Beobachtung solcher Zwischenformen für jene Voraussetzungen die Basis liefert, werden sie von grosser Wichtigkeit, und ihre Kenntniss erhält mehr Werth als die Kenntniss vieler bereits vollständig differenzirter Formen. Als Zwischenformen sind noch zu nennen Turbanella (M. Schultze, l. c.) und Echinoderes (Dujardin, Ann. sc. nat. III. xv. S. 158. Claparède, Beobachtungen. S. 90).

Die oben berührte Verwandtschaft der *Bryozoen* mit niederen Typen wird durch die Kenntniss von *Loxosoma* noch bestärkt. Obwohl diese Form streng genommen weder den Bryozoen noch einer Abtheilung der Vermes beigezählt werden kann, so ist in ihr doch eine vermittelnde Form zu erkennen, die als Repräsentant einer besondern Abtheilung angesehen werden muss. (Vergl. Kowalewsky, Mém. Acad. St. Petersbourg. VII. x. 2.). —

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der *Nemathelminthen* zu andern Abtheilungen sind durch die Gattung *Polygordius*, vorzüglich durch Schneider's Untersuchungen verständlicher geworden. Indem der genannte Wurm in seiner Organisation Eigenthümlichkeiten der Nemertinen, Rundwürmer und Anneliden zugleich besitzt, und auch in seiner Entwickelung an Anneliden sich reiht, dürfen wir schliessen, dass in ihm eine alte Stammform sich erhalten hat, von deren Verwandten die genannten jetzt sehr divergent gewordenen Klassen sich abzweigten. Die Coordinirung jener Classen empfängt dadurch sichern Grund. — Auch *Rhamphogordius* nimmt eine zwar von Polygordius verschiedene, aber doch ähnlich vermittelnde Stellung ein.

Bezüglich der *Tunicaten* ist durch die Untersuchungen Kowalewsky's (Mém. Acad. St. Petersb. X. 15) über die Entwickelung der Ascidien eine Verwandtschaft mit den übrigen Mollusken in bestimmter Weise ausgeschlossen worden. Es entsteht ein dorsales

Nervenrohr und ein ventrales Darmrohr, und am hintern Ende des Körpers ein in der Axe verlaufendes Stützorgan, welches mit der Chorda dorsalis von Amphioxus übereinstimmt. Diese Uebereinstimmung der Anlage mit jener der Wirbelthiere würde noch vollständiger sein, wenn Nervenrohr, Chorda und Darmrohr in Einen Querschnitt fielen. Dass dies nicht der Fall ist hängt mit der geringen Längsausdehnung des Medullar- und Darmrohrs zusammen, und dieses Verhalten erscheint wieder in Abhängigkeit von der mangelnden Gliederung des Leibes. Würde eine solche eintreten, so käme damit die wichtigste Uebereinstimmung mit Vertebraten zu Tage. Statt dessen sehen wir nur entfernte verwandtschaftliche Beziehungen die einerseits auf eine mit den Vertebraten gemeinsame Abstammung verweisen, sowie sie andrerseits eine Sonderung von den Mollusken rechtfertigen können. Die Stellung zu den Vertebraten (speciell zu Amphioxus) ist eine ähnliche wie die der Plattwürmer zu den Ringelwürmern.

Das Verständniss der Gliederbildung bei den Ringelwürmern ist nach meinem Dafürhalten aus einer allgemeineren Würdigung der bei den Würmern in dieser Hinsicht vorkommenden Erscheinungen zu entwickeln. In einer Ordnung der Plattwürmer, jener der *Cestoden* oder Bandwürmer, sehen wir an einem ungegliederten und stets geschlechtslos bleibenden Körper (von dessen Bedeutung als Amme wir hier Umgang nehmen können) durch eine Art von Sprossenbildung eine Reihe von Segmenten oder Metameren entstehen, und zwar in der Weise dass immer die hintersten die ältesten sind. Die Anlage dieser Segmentbildung ist zwar durch einen Sprossungsprocess eingeleitet, allein die Segmente entwickeln sich von vorne herein als Theile eines ganzen Thieres, sowie auch gewisse Organe (das Wassergefässystem) durch die gesammte Reihe sich gleichmässig hinziehen. In den einzelnen Segmenten differenziren sich allmählich Geschlechtsorgane und so bilden sich aus den Metameren, indem diese sich ablösen und verschieden lange Zeit selbständige Lebenserscheinungen kundgeben, Individuen höherer Ordnung aus. (Vergl. Fig. 28.) So entsteht die Bandwurmkette, die als ein Aggregat bald mehr, bald minder selbständiger Individuen anzusehen ist, wie dies zuerst von Van Beneden in exacter Weise nachgewiesen ward. Wie die Lebensdauer und damit auch die individuelle Selbständigkeit der Segmente eine nach den einzelnen Gattungen und Arten sehr verschiedene ist, so ist auch der Grad der Segmentirung des Körpers der Mutterthiere ein mannichfaltiger. Bei einzelnen sind die Glieder nur undeutlich abgesetzt. Bei *Ligula* fehlt die äussere Gliederung vollständig oder sie ist auf kurze Strecken hin angedeutet, und nur die mehrfach aufeinanderfolgenden Genitalöffnungen zeigen die Wiederholung des Geschlechtsapparates an. Die Erscheinung der Metamerenbildung ist hier zusammengezogen. Bei den *Caryophyllaeen* endlich kommt es zu gar keiner Gliederung, und die Geschlechtsorgane sind nur einfach vorhanden, im hintern Theile des Körpers eingelagert. So lässt sich also von dem einfachen Zustande des Körpers an, bis zu dem complicirten der Cestodenkette eine continuirliche Reihe verfolgen. Eine ähnliche Vermehrung durch Sprossung kommt auch bei Turbellarien vor (vergl. Leydig in A. f. Anat. 1854. S. 284). Halten wir diese Erscheinungen mit den bei Ringelwürmern vorliegenden Thatsachen zusammen, nämlich mit jenen, wie sie in den Familien der *Sylliden* und *Naiden* sich finden, und darin bestehen,

Fig. 28.

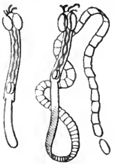


Fig. 28. 1. Bandwurm (Tetrarhynchus) in der ungeschlechtlichen Form (Amme). 2. Derselbe in gliederbildendem Zustande, wobei die letzten Glieder einzeln sich ablösen. (Nach Van Beneden.)

dass die hinteren Körpersegmente eines Individuums sich zu selbständigen Thieren entwickeln, gleichviel ob sie vom Mutterthiere verschieden, oder ihm ähnlich sind, so müssen wir auch in den Segmenten der Anneliden eine höhere Potenzirung erkennen, und diese Theile, deren jeder bei sehr vielen Ringelwürmern nicht allein seinen besonderen Ganglienknoten des Bauchstranges, sowie einen Darmabschnitt, häufig auch besondere Athem- und Excretionsorgane besitzt, bei einer Gattung (*Polyommatus*) sogar mit höheren Sinnesorganen (Augen) ausgestattet ist, als gleichwerthig schätzen mit den Segmenten oder Metameren einer Cestodenkette. Die Zulässigkeit einer solchen Auffassung scheint nur auf eine geringe Anzahl von Formen beschränkt zu sein, weil bei der grössten Anzahl der Anneliden durch eine innigere Verbindung der Metameren ein einheitlicher Organismus gegeben ist. Beachtet man jedoch hiebei den Unterschied zwischen physiologischen und morphologischen Individuen, so wird einleuchten, dass eine Ausdehnung jener Auffassung vollkommen berechtigt ist. Der erste und der letzte Körperabschnitt sind die beim Ringelwurm zuerst differenzirten, alle übrigen nehmen zwischen diesen ihre Entstehung, und ganz dasselbe treffen wir bei den Cestoden. Es liegt somit hier eine Erscheinungsreihe vor, die an einem Ende zur Hervorbringung neuer Individuen führt, während sie am andern Ende complicirt gebautere und höher potenzirte Organismen entstehen lässt. Die Metamerenbildung ist also durch einen Sprossungsprozess zu erklären, der unselbständige Producte liefert, die zu einem Ganzen vereinigt bleiben.

Wie der Organismus der Ringelwürmer so ist auch jener der »Gliederthiere« hiernach zu beurtheilen, indem bei diesen ganz dieselben Verhältnisse gegeben sind. Der Anschluss der Arthropoden an die Anneliden ist sogar ein relativ sehr inniger und es müssten deshalb die ersteren mit den Würmern in einer Abtheilung vereinigt werden. Allein abgesehen von praktischen Bedenken, hat mich zu einer vorläufig getrennten Betrachtung vorzüglich der Umstand veranlasst, weil auch die *Mollusken* in gewissen Abtheilungen zu den Würmern nahe verwandtschaftliche Beziehungen besitzen und ebenso die Echinodermen. Ich betrachte demgemäss die Abtheilung der Würmer als eine Thiergruppe, die sich nach mehreren Richtungen hin typisch umwandelt, indem sie in ihren niederen Formen an die Vertebraten und Mollusken sich anschliesst, in ihren höheren Formen durch die Ringelwürmer in die Gliederthiere und Echinodermen sich fortsetzt.

Wenn wir die Metamerenbildung der gegliederten Würmer aus einem Sprossungsprozesse ableiteten, so ist hierbei nicht ausser Acht zu lassen, dass damit nur der Modus der ersten Entstehung des gegliederten Organismus angezeigt, aber keineswegs ein bis ins einzelne zutreffender Vorgang statuirt werden soll, der der individuellen Entwickelung aller gegliederten Würmer zu Grunde läge. Bei vielen derselben bleibt allerdings die Sprossung der Metameren auch während der Entwickelung an der Larve erkennbar. Zwischen dem Vorder- und Hintertheil der Larve entstehen die zwischen dem ersten und letzten Körpersegment vorhandenen Folgestücke. Bei einigen wird sehr rasch eine grosse Metamerenanzahl gebildet, bei andern (Nereiden, Aphroditeen) entsteht nur eine kleine Zahl, und das Thier erlangt die Vollzahl seiner Segmente erst nach beendetem Larvenzustande. Der letztere Modus nähert sich offenbar dem ursprünglichen der allmählichen Sprossung am meisten. Der erstere dagegen führt zu einer andern Erscheinung hin. Zieht sich nämlich der Prozess der Differenzirung der einzelnen Segmente derart zeitlich zusammen, dass das Auftreten der sämmtlichen dem erwachsenen Thiere zukommenden Segmente auf einmal oder nur in minimalen zeitlichen Entfernungen erfolgt, so kommt es bei früherer Anlage der centralen Organe (Bauchmark, Schleifencanäle) zur Bildung eines Primitivstreifens (Hirudineen). Erst nach dessen Entstehung leitet sich die übrige Differenzirung der Segmente ein. Neben der Zusammenziehung der sonst allmählichen Segmentirung läuft also hier noch ein anderer Vorgang in der früheren Entfaltung der

centralen Organe, und damit hat sich die Körperentwickelung am weitesten von ihrem Ausgangspunkte entfernt.

Literatur. Pallas, Miscellanea zoologica. Hagae comitum. 1766. — O. F. Müller, Von den Würmern des süssen und salzigen Wassers. Kopenhagen 1771. — Rudolphi, Entozoorum historia naturalis. 3 Bde. Amstelodami 1808—10. — v. Baer, Beiträge zur Kenntniss der niederen Thiere. N. A. Acad. Leop. Carol. XIII. 1826. — Dujardin, Histoire nat. des Helminthes. Paris 1845. — Van Beneden, Mémoire sur les vers intestinaux. Paris 1861. — Leuckart, R., Die menschlichen Parasiten. Leipzig und Heidelberg. I. II. 1. 2. 1863—68. — Claparède, Beobachtungen über Anatomie und Entwickelungsgeschichte wirbelloser Thiere. Leipzig 1863. —

Ueber einzelne Classen: Plattwürmer: Dugès, Recherches sur l'organisation et les moeurs des Planaires. Ann. sc. nat. Ser. I. T. XV. Auch: Isis 1830. — Nordmann, A. v., Micrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere. Erstes Heft. Berlin 1832. — Quatrefages, A. de, Mémoire sur quelques Planaries marines. Ann. sc. nat. Ser. 3. T. IV. — Derselbe, sur la famille des Nemertines. ibidem. T. VI. — Schmidt, O., Die rhabdocoëlen Strudelwürmer. Jena 1848. — Derselbe, Neue Beiträge zur Naturgeschichte der Würmer. Jena 1848. — Derselbe, Ueber Rhabdocoëlen. Wiener Sitzungsbericht. Math. Naturw. Classe. Bd. IX. S. 23. — Derselbe, Ueber Dendrocoëlen. Z. Z. X. XI. — Van Beneden, Les vers cestoides, Mémoires de l'Academie de Bruxelles. XXV. 1850. — Derselbe, Recherches sur la faune littorale de Belgique, Turbellariés ibid. XXII. 1860. — Leuckart, Mesostomum Ehrenbergii. Arch. Nat. 1852. S. 234. — Schultze, M., Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. Greifswalde 1851. — Derselbe, Ueber die Microstomeen. Arch. Nat. 1849. S. 280. — Wagener, Die Entwickelung der Cestoden. N. A. L. C. T. XXIV. Supplement. 1854. — Derselbe, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Eingeweidewürmer. Haarlem 1857.

Bryozoen: Van Beneden, Recherches sur l'anatomie, la physiologie et l'embryogenie des bryozoaires. Mémoires de l'academie royale de Belgique. 1845 et suite. — Derselbe, Recherches sur les Bryozoaires fluviatiles de Belgique. ibid. 1847. — Derselbe und Dumortier, Histoire naturelle des polypes composés d'eau douce. ibid. 1850. — Allman, a monograph of the freshwater Polyzoa. London 1856. (R. S.) — H. Nitsche, Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der phylactolämen Süsswasserbryozoen. (A. A. Ph.) 1868. S. 465.

Nematelminthen: Cloquet, Anatomie des vers intestinaux. Paris 1824. — Meissner, Beiträge zur Anatomie und Physiologie von Mermis albicans. Z. Z. Bd. V. — Derselbe, Zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen. Z. Z. Bd. VII. — Eberth, Untersuchungen über Nematoden. Leipzig 1863. — Schneider, Monographie der Nematoden. Berlin 1866. — Bastian, Monograph on the anguillulidae. Transact. Linn. Soc. Vol. XXV. P. II. 1865. — Grenacher, Zur Anatomie der Gattung Gordius. Z. Z. XVIII. S. 322. — Claus, Ueber Leptodera appendiculata. Marburg und Leipzig 1869.

Ueber Polygordius: Schneider, A. A. Ph. 1868. S. 51.

Chaetognathen: Krohn, Anatomisch-physiologische Beobachtungen über die Sagitta bipunctata. Hamburg (1844). — Derselbe, Nachträgliche Bemerkungen dazu. Arch. Nat. 1853. — Wilms, Observationes de Sagitta. Diss. Berol. 1846.

Rotatoria: Ehrenberg, Die Infusionsthierchen etc. — Leydig, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Lacinularia socialis. Z. Z. III. S. 452. — Derselbe, Ueber Bau und systematische Stellung der Räderthiere. Z. Z. VI. S. 1. — Huxley, Quart. Journ. of microsc. Sc. 1852. — Cohn, F., Z. Z. VII. S. 431. IX. S. 284. XII. S. 197.

Enteropneusti: Kowalewsky, Mémoires de l'Academie de St. Petersburg. Ser. 7. T. X. No. 3.

Tunicaten: Eschricht, Videuskab. Selsk. Afhandl. IX. 1842. — Derselbe, Undersögelser over Salperne. Kjöbenhavn 1841. — R. Leuckart, Zoologische Untersuchungen. Heft 2. Giessen 1854. — Savigny, Mémoire sur les animaux sans vertèbres. II. Paris 1816. — Schulze, de ascidiarum structura. Halae 1814. — Milne-Edwards, Observations sur les ascidies composées. Paris 1841. — Sars, Fauna litoralis Norvegine. I. — Huxley, Observations on the structure of Salpa and Pyrosoma. Philos. transact. 1851. — Van Beneden, Mémoire sur l'embryogenie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples. Mémoires de l'academie royale de Belgique. T. XX. 1846. — C. Vogt, Recherches sur les animaux inferieures de la mediterranée. II. Mémoires de l'Institut de Genève. 1852. — Krohn, Ueber die Gattung Doliolum. Arch. Nat. 1852. — Gegenbaur, Doliolum. Z. Z. 1854.

Gephyrea: Grube, Versuch einer Anatomie des Sipunculus nudus. A. A. Ph. 1837. S. 237. — Krohn, Ueber Thalassema. A. A. Ph. 1842. — Quatrefages, A. de, Mémoire sur l'Echiure. Ann. sc. nat. 3. Ser. T. VII. — Müller, M., Observationes anatomicae de vermibus quibusdam maritimis. Berolini 1852. — Schmarda, Zur Naturgeschichte der Adria. Wien. Denkschrift math. naturw. Cl. Bd. 3. 1852. — Lacaze-Duthiers, H., Recherches sur la Bonellia. Ann. sc. nat. 4. Sér. T. X.

Onychophora: Grube, Ueber den Bau des Peripatus Edwardii A. A. Ph. 1853.

Annulata: Morren, De lumbrici terrestris historia naturali, nec non anatomia. Bruxelles 1829. — Audouin et Milne-Edwards, Classification des Annelides et description des celles qui habitent les côtes de la France. Ann. sc. nat. T. XXVII—XXX. 1832—33. — Milne-Edwards' Artikel: Annelida in Todd's Cyclopaedia. I. 1835. — Grube, De Pleione carunculata. Regiomonti 1837. — Grube, Zur Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer. Königsberg 1838. — Derselbe, Die Familien der Anneliden. Arch. Nat. 1850. — Quatrefages, Etudes sur les types intérieures de l'embranchement des annélés. Ann. sc. nat. Sér. 3. T. X. XII. XIII. XIV. XVIII. 1828—52. (Die Resultate in einem neuen systematischen Werke desselben Autors wiedergegeben.) — Leydig, Zur Anatomie von Piscicola geometrica. Z. Z. I. — Derselbe, Ueber Phreoryctes Menkeanus. Archiv für microscopische Anatomie. I. — Buchholz, Beiträge zur Anatomie der Gattung Enchytraeus. Königsberger Physikal.-Oekonomische Schriften. III. 1862. — Claparède, (Études) Recherches anatomiques sur les Annélides etc. Genève 1861. — Derselbe, Recherches anatomiques sur les Oligochètes. Genève 1862. — Derselbe, Glanures zootomiques parmi les Annélides. Genève 1864. — Derselbe, Les Annélides chétopodes du Golfe de Naples. Genève et Bâle 1868.

Integument.

§ 63.

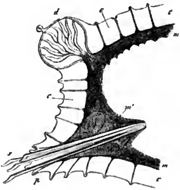
Das Hautorgan der Würmer bildet in Verbindung mit der Muskulatur einen Hautmuskelschlauch, der entweder bei mangelnder Leibeshöhle mit dem Körperparenchym in unmittelbarer Verbindung steht, oder eine Leibeshöhle umschliesst. Das erstere Verhalten bieten die meisten Plattwürmer und die Hirudineen dar. Das letztere trifft sich sowohl bei den Nematelminthen, bei den Nemertinen und Acanthocephalen, Tunicaten, Gephyreen,

wie bei den meisten Ringelwürmern, doch stehen auch hier die inneren Organe so vielfach mit der Muskulatur in Verbindung, dass eine ausgebildete Leibeshöhle als ein gemeinsamer, Organcomplexe umschliessender Binnenraum in vielen Fällen nicht angenommen werden kann.

Wenn wir den Hautmuskelschlauch in die beiden ihn zusammensetzenden Theile zerlegen, so finden wir, dass die Muskulatur in der Regel die bedeutendere, die als eigentliches Integument anzusprechende Schichte die relativ geringer entwickelte Lage vorstellt.

Die eigentliche Hautschichte besteht in der Regel aus einer einfachen Zellenlage, oder aus einer Schichte von feinkörnigem Protoplasma, in welchem vereinzelte Kerne eingebettet sind. Bei den Turbellarien ist diese Epidermisschichte überall mit Wimpern besetzt. Bei vielen sitzen die Wimpern auf einer anscheinend homogenen Schichte, die wie eine Cuticula sich ausnimmt. Aber selbst bei solchen die, wie die Cestoden, später des Wimperkleides entbehren, ist doch während der embryonalen Stadien ein Cilienüberzug vorhanden. Auch Embryonen von Trematoden besitzen ihn und bei vielen Anneliden bestehen an verschiedenen Körpertheilen bewimperte Stellen, oder es sind grosse Strecken des Körpers mit Cilien bekleidet.

Fig. 29.



Beim Mangel von Cilien wird die Epidermisschichte von einer sehr verschiedengradig entwickelten structurlosen Membran bedeckt, einer Cuticula, die als Absonderungsproduct der als Matrix fungirenden Zellen- oder der Protoplasmaschichte erscheint. Diese Cuticula ist unter den Plattwürmern bei Trematoden und Cestoden als eine zarte Schichte vorhanden. In ähnlicher Weise kommt sie auch den Anneliden zu, wo sie sogar eine besondere Mächtigkeit erreichen kann. (s. Fig. 29. *c*.) Wie bei Rundwürmern erscheinen mit bedeutender Verdickung dieser Schichte Porencanäle. In der Classe der Rundwürmer ist sie am beträchtlichsten entwickelt, und bildet hier die Ursache einer gewissen Rigidität des Körpers. Sie übertrifft die unter ihr liegende Matrix mehrfach an Dicke. Sehr häufig lässt sie mehrere in ihrem näheren Verhalten von

Fig. 29. Verticaler Querschnitt durch das Integument eines Ringelwurms (*Sphaerodorum*). *c* Dicke Cuticularschichte mit weiten Porencanälen. *m* Muskelschichte. *m'* Muskeln des Borstenbüschels *s*, welches den ventralen Fusstummel *p* einnimmt, indess der dorsale *d* durch einen Drüsenschläuche umschliessenden Knopf vorgestellt wird.

einander verschiedene Schichten wahrnehmen. Die Substanz dieser Cuticularschichten scheint eine dem Chitin nahe verwandte zu sein, so dass hier Verhältnisse vorliegen, die mit dem Hautskelete der Arthropoden in enger Verwandtschaft stehen. Durch grössere Derbheit einzelner Abschnitte des Cuticularüberzugs kann bei Ringelwürmern sogar eine Art von Hautskelet hervorgehen, welches, wenn auch nicht von der Härte des Chitinpanzers der meisten Arthropoden, doch morphologisch jenem völlig gleich kommt.

Vollkommene Uebereinstimmung mit dem Chitinskelet der Arthropoden bietet der **Hautpanzer der Räderthiere** dar. Wenn er auch nicht eine bedeutende Wichtigkeit erreicht, so verleiht ihm doch die Rigidität des vordersten Abschnittes sowie der folgenden durch weichere Zwischenstücke verbundenen Segmente, den Charakter eines wahren Skeletes, welches Muskeln zur Ursprungsstätte dient.

An die Cuticulargebilde reihen sich die Gehäuse der *Bryozoen*, die bald weich und biegsam, bald durch Kalkeinlagerungen von bedeutender Härte erscheinen. Durch die innige Verbindung mit dem Körper unterscheiden sie sich von den Gehäusen mancher Rotatorien sowie der tubicolen Anneliden.

Eine Cuticularschichte scheint auch im Integumente der *Tunicaten* vorzukommen, dessen Verhältnisse zugleich zu den complicirtesten gehören. Diese Schichte bildet den sogenannten »äussern Mantel« der Salpen. Sehr häufig erhält die als »**Mantel**« bezeichnete Körperhülle das Uebergewicht über alle andern Organe, und zeigt sich bei einer gewissen Rigidität auch als Stützorgan für die umschlossenen Theile. Die Consistenz dieser Hülle variirt von gallertiger Weichheit bis zu knorpelartiger Härte. Sie ist meist glasartig durchscheinend, bei Ascidien nicht selten auf mannichfache Art gefärbt, die Substanz des Mantels wird in der Regel durch eine den Bindesubstanzen zugehörige Gewebsform vorgestellt, in der die sehr verschiedenartigen Zellen gegen die Intercellularsubstanz oft zurücktreten.

Durch den Mangel einer besondern Leibeshöhle stimmen die niederen Würmer mit den Cölenteraten überein. In beiden ist die verdauende Cavität ins continuirliche Körperparenchym gelagert, und nicht von einem besondern Hohlraum umgeben. Während aber bei den Cölenteraten die verdauende Cavität und die davon ausgehenden Räume, die zusammen den Gastrovascularapparat bilden, die einzigen Binnenräume des Körpers vorstellen, kommen bei den Würmern noch andere, vom Verdauungsapparate morphologisch unabhängige Canäle im Körperparenchym vor (vergl. unten: Excretionsorgane) und dadurch zeigt der Bau der Würmer von jenem der Cölenteraten eine wesentliche Verschiedenheit. Für die Abtheilungen der Würmer bildet die An- oder Abwesenheit einer Leibeshöhle keinen besonders wichtigen Unterschied, da hier in einer und derselben Klasse oder Ordnung beiderlei Zustände gegeben sind. Während bei den höheren See-Nemertinen eine Leibeshöhle nachgewiesen wurde (QUATREFAGES), fehlt eine solche bei den niederstehenden Nemertinen des süssen Wassers, die dadurch enger an die übrigen Turbellarien sich anschliessen. Auch bei den Hirudineen ist ähnliches sogar noch in ausgeprägterer Weise der Fall. Den Blutegeln fehlt eine Leibeshöhle, indess bei Branchiobdella u. a. eine solche unzweifelhaft vorkommt.

Die Bewimperung des Körpers stellt im Gegensatz zur Cuticularbildung den morphologisch niederen Zustand des Körpers vor. Nicht nur durch die Verbreitung der Wimpern bei den Turbellarien, sondern auch durch den embryonalen Cilienbesatz bei solchen Formen, die in späteren Zuständen eine Cuticula bilden, wird des erwiesen. Bei den Trematoden ist eine Bewimperung des Embryo sehr verbreitet. Unter den Distomeen entbehren sie nur einige während des Embryostadiums (z. B. D. variegatum, tereticolle). Bei anderen kommt eine theilweise Cilienbekleidung vor. Zu beachten ist jedoch dass das wimpertragende Integument des Embryo nicht in die chitinogene Matrix des späteren wimperlosen Zustandes übergeht, da bei dem hier stattfindenden »Generationswechsel« innerhalb des Embryoleibes ein neuer Organismus (Keimschlauch) entsteht. Erst in diesem werden die künftigen Trematoden erzeugt. Man könnte hiedurch die Vergleichung des embryonalen Wimperkleides der Trematoden, mit jenem der Turbellarien, und die daraus hervorgehende Verwandtschaft für sehr gefährdet halten, wenn nicht auch bei den Turbellarien ein Abwerfen der gleichfalls wimpernden Embryonalhülle vorkäme (vergl. Desor, A. f. Anat. u. Phys. 1849, ferner Krohn u. Leuckart, A. f. A. u. Ph. über Pilidium gyrans), wodurch beide Ordnungen sich wiederum verknüpfen. Die Cilien der Strudelwürmer sind nicht immer gleichartig. Einzelne Stellen sind durch längere Cilien ausgezeichnet. Nicht selten finden sich, zwischen den feinen beweglichen Wimperhaaren, starre borstenähnliche Gebilde, durch welche an die bei Infusorien erwähnten Vorkommnisse erinnert wird. Besonders am Vorderende des Körpers kommen diese »Borsten« häufig vor. Sie stehen wahrscheinlich in Beziehung zu Sinnesorganen (Tastborsten). Vollständige Bewimperung trägt auch Balanoglossus. Ausser dem aus kleinen Cilien bestehenden Wimperkleide kommt unter den Turbellarien bei Dinophilus eine Anzahl von Kränzen grösserer Wimpern vor. Für die *Nematelminthen* fehlt zwar die Wimperung, allein aus dem Verhalten von Polygordius dürfen wir schliessen, dass jener Mangel kein ursprünglicher ist. Polygordius besitzt gleichfalls eine wimpernde Larve, und an bestimmten Körperstellen (Wimpergruben) erhält sich auch später der Cilienüberzug. Dagegen entsteht an der übrigen Körperoberfläche eine Cuticularschichte, wie sie auch die anderen Rundwürmer besitzen. Wir werden wohl den Mangel der Cilien bei letzteren als einen durch Parasitismus erworbenen ansehen dürfen.

Unter den Annulaten findet sich Wimperung theils während des Larvenzustandes der Gephyreen und Anneliden, theils im ausgebildeten Zustande der letztern an einzelnen Stellen vor. Bei den Larven der Gephyreen und Chätopoden bieten die bewimperten Stellen häufig reifenartige Vorsprünge (Wimperkränze) mannichfaltiger Art, welche als locomotorische Apparate fungiren. Unter den Gephyreen hält sich das Wimperkleid in einzelnen Fällen auch über den Larvenzustand hinaus, wie durch eine Beobachtung Claparède's (A. A. Ph. 1861. S. 538) ermittelt ist. Eine Vergrösserung der wimpernden Stellen wird durch Fortsatzbildung erzielt. Bei ausgebildeten Chätopoden geht zwar der grösste Theil des embryonalen Wimperkleides verloren, an einzelnen Theilen besteht es jedoch fort, so z. B. am Kopfsegmente, wo Siphonostoma diplochaetos wimpernde Anhänge trägt. An den Fortsätzen des Körpers, wie Fühler, Cirren, Kiemen kommen Cilien häufig vor. Bei Chaetopterus ist von Kowalewsky eine allgemeine Verbreitung von Cilien gesehen worden. Auch von Keferstein (Z. Z. XII. S. 99) bei Prionognathus, von Claparède (Glanures S. 11) bei Polyophthalmus, wo die Wimpern in Büschel gruppirt sind. Diese Beispiele könnten noch durch andere vermehrt werden. Es wird aber schon daraus zur Genüge hervorgehen, dass die Verbreitung des Wimperkleides eine sehr beträchtliche ist, und damit als keine ausschliessliche Eigenthümlichkeit der Turbellarien angesehen werden kann.

Die, wie es scheint, überall da wo Bewimperung fehlt, vorkommende Cuticularschichte zeigt in ihrem Verhalten sehr verschiedene Zustände. Wo sie nur dünne

Lagen bildet, ist sie gegen Alkalien meist empfindlicher als dies für das achte »Chitin« sich trifft. Wo sie in mächtigeren Lagen auftritt, verhalten sich die einzelnen Schichten derart verschieden, dass die tieferen weniger, die oberflächlichen mehr die chemischen Eigenthümlichkeiten des Chitin wahrnehmen lassen. Jedenfalls liegt hier eine dem Chitin zwar verwandte aber nicht überall mit ihm völlig identische Substanz vor, die am meisten mit der tiefsten Schichte des Chitinskelets der Arthropoden übereinkommen dürfte. Wo die Cuticularschichte des Integuments eine besondere Wichtigkeit erhält, ist eine Anzahl verschiedener Differenzirungen an ihr erkannt worden. Dies gilt vorzüglich für die Nemateiminthen. Die äusserste, meist sehr dünne Lage lässt häufig sehr deutliche Querstreifen als den Ausdruck einer feinen Ringelung unterscheiden. Die tieferen Lagen bieten schräg sich durchkreuzende Streifungen, durch welche mehr oder minder die Spaltungsrichtung ausgedrückt ist. Auch wirkliche Spaltbildungen (grössere Ascaris-Arten) sind beobachtet, doch wird die Streifung nicht dadurch allein gebildet. Bei Trichocephalus zeigt sich die Cuticularschichte des Integumentes von eigenthümlichen Stäbchen durchsetzt, die in ein ventrales Längsband gruppirt sind. Solche Stäbchenbildungen finden sich auch bei Trichosoma und zwar auch noch dorsal und lateral vor. Bei Trichocephalus ist zugleich die Matrix der Cuticularschichte an der stäbchentragenden Stelle bedeutend verdickt, und zeigt da eine Trennung in säulenartige Gebilde, indess sie in einzelnen Fällen (bei Tr. affinis) in die Stäbchenbildung mit eingegangen ist. (Vergl. Schneider, Op. cit. S. 211. Ferner Eberth, Z. Z. X. 233.) — Besondere Erhebungen an der Oberfläche werden durch Höcker (Gordius) oder stachelartige Fortsätze der Cuticularschichte gebildet, die in einzelnen Abtheilungen der Nematoden verbreitet sind. Eigenthümlich ist die Doppelreihe feiner Röhrchen, welche bei einem den Nematoden verwandten Wurme (Chaetosoma ophioceph.) eine Strecke der hinteren Körpertheile besetzen. (Claparède, Beob. S. 88.) Auch leistenartige Vorsprünge gehören hieher. Diese bilden zuweilen über den ganzen Körper verlaufende Langskanten (z. B. bei vielen Strongylus-Arten). Bei einigen Nematoden bildet die Cuticula membranöse Verbreiterungen, in Form von Duplicaturen, die besonders als Seitenmembran sich darstellen. Hieher sind wohl auch die sogenannten Flossen der Chätognathen zu zählen, in denen eine Differenzirung von borstenförmigen Gebilden zu Stande kommt. Zwei Paare dieser horizontalen Ausbreitungen stehen an der Seite des mittlern und hintern Körpertheils, eine dritte setzt sich vom Körperende aus fort.

Ausser diesen finden sich bei mehreren (vielleicht allen) Arten von Chaetognathen (Sagitta) noch besondere borstenartige Fortsätze des Integuments, die über den Körper vertheilt sind. Ob das jederseitige Fadenbündel, welches Krohn (Arch. Nat. 1853. S. 274) bei Sagitta draco beschrieb, hieher gehört oder das fehlende vordere Flossenpaar verstellt, kann erst nach einer erneuten Untersuchung dieser eigenthümlichen Art entschieden werden. (Dann dürfte auch über die nach Krohn aus »grossen Zellen« bestehende Schichte des Integuments zu urtheilen sein. Da Sagitta, nach Claparède's Angaben, einen zelligen Epithelialüberzug besitzt, so ist wahrscheinlich, dass jene Verdickung durch eine Wucherung dieser Epidermiszellen hervorging). Unter den Nematoden sind borstenartige Fortsätze gleichfalls vorhanden (z. B. bei Enoplus).

Zu dieser Reihe von Modificationen der Cuticula sind auch die feinen Härchen zu rechnen, welche den Kopf und die Saugnäpfe, oder auch letztere allein, bei manchen *Cestoden* besetzen. Es sind äusserst kleine, gerade oder wenig gekrümmte starre Bildungen, welche dicht an einander sitzen und ihre Spitze nach hinten kehren, so dass sie wie feine Häkchen sich ausnehmen. G. Wagener hat sie bei Tetrarhynchus, Triaenophorus und Cysticercus tenuicollis beobachtet (Archiv f. Anat. u. Phys. 1851. p. 211 ff.), Meissner bei einem *Taenienscolex* aus der Lunge von Arion Empiricorum gesehen (Z. Z. Bd. V. S. 389). Auch an dem Hinterleibsende von *Tetrarhynchen* hat der erstgenannte

Forscher haarartige Bildungen beobachtet, und ähnliche Verhältnisse kommen auch bei manchen *Trematoden* vor.

Unter den *Gephyreen* zeigt die oft sehr mächtige Cuticularschichte mancherlei Verdickungen. Bei den Sipunkeln treten diese als Körnchen auf, oder sie erscheinen als Runzeln oder Wärzchen.

Auch unter den *Annulaten* besteht die feste Cuticularschichte aus zwei durch feine parallele Faserung ausgezeichneten Lagen. Die Streifung der einen kreuzt auch hier die der andern. Homogene Cuticulae fehlen jedoch gleichfalls nicht. Dieser niedere Zustand ist bei Sphaerodorum gegeben, wo eine sehr mächtige durchsichtige Cuticularschichte den Körper überzieht. Sie wird von Porencanälen durchsetzt, in welche Fortsätze von der Matrix aus eintreten. Indem diese auch nach aussen sich hervorstülpen, kommt eine Art von Papillen auf der Körperoberfläche zum Vorschein. Bei den *Hirudineen* fehlt diese Bildung und die Cuticularschichte scheint homogen, doch sind bei Piscicola Streifungen wie bei den andern Annulaten vorhanden. Bei den während des Wachsthums dieser Thiere stattfindenden Häutungen wird die Cuticula abgestreift.

Das Gewebe des Tunicatenmantels ist zunächst interessant wegen seiner chemischen Constitution, indem C. Schmidt in ihm die sonst im Thierreiche nicht sehr häufig verbreitete Cellulose nachgewiesen hat. Ueber den feineren Bau ist zu vergleichen Löwig und Kölliker, Ann. sc. nat. III. V. 1846. Neuere, sowohl die chemischen wie die histiologischen Verhältnisse berücksichtigende Untersuchungen über den Ascidien-Mantel sind von H. Schacht (A. A. Ph. 1851). Es geht daraus hervor, dass die Intercellularsubstanz aus Cellulose besteht, während die zelligen Elemente des Mantels Protoplasmakörper mit Kernen vorstellen. Bei den Ascidien (A. socialis) nimmt dieser Mantel innigen Antheil an der Sprossenbildung, und bei den zusammengesetzten Ascidien wie bei den Pyrosomen gibt er für die Stöcke eine gemeinsame Hülle ab. Die in dem Mantelgewebe befindlichen Formelemente sind sehr verschiedener Art, zuweilen sind sie sehr spärlich vorhanden und können auch ganz fehlen, so dass der Mantel nur durch eine Cuticularschichte dargestellt wird (z. B. bei Doliolum, Appendicularia an verschiedenen Stellen). Von dieser Mantelschichte wird auch das sogenannte »Haus« der Appendicularien dargestellt, welches Mertens bei Oikopleura Chamissonis als ein räthselhaftes Gebilde beschrieben hatte. — Die im Mantelgewebe vorhandenen Zellen sind bei vielen Ascidien (z. B. Asc. adspersa, mentula, Phallusia mamillaris, monachus, Aplidium etc.) in weite blasige Hohlräume gebettet, die nur durch wenig Intercellularsubstanz von einander getrennt sind. In der letztern finden sich noch stern- oder spindelförmige Zellen vor, die ebenso mit Bindegewebselementen übereinstimmen, wie die grossen Hohlräume mit ihren Wandungen an Pflanzengewebe erinnern. Bei andern Tunicaten bilden stern- oder spindelförmige Zellen die einzigen Formelemente des Mantelgewebes (Salpa, Pyrosoma, Botryllus, Asc. lepadiformis etc.). Während in allen diesen Fällen die Intercellularsubstanz hyalin und structurlos bleibt, differenzirt sie sich bei einigen Ascidien mit lederartig derben Mänteln (Cynthia, Boltenia, Ascidia coriacea) in Fasern, die schichtenweise angeordnet sind. (Vergl. F. E. Schulze, Z. Z. XII. S. 175.) — So zahlreich auch die Einzeluntersuchungen über den Mantel der Tunicaten vorliegen, so geringes Material liefern sie für eine vergleichende Prüfung, so dass hier neue Untersuchungen unerlässlich scheinen.

Beim Integumente können noch die den *Bryozoen* zukommenden, vogelkopfartigen Organe — Avicularien — erwähnt werden, Organe die bald krebsscheerenartig, bald pincettenartig gestaltet sind und entweder direct oder gestielt den Bryozoengehäusen aufsitzen oder zwischen ihnen vorkommen. Man findet an ihnen Bewegung. Sie scheinen ebenso wie die einfacher gebauten Vibracula aus abortiven Individuen der Colonie hervorzugehen.

§ 64.

Von dem Integumente der Würmer gehen eigenthümliche Bildungen aus, die als Stacheln, Borsten, Haken u. s. w. sich darstellen, und im Haushalte der Thiere oft eine wichtige Rolle spielen. Sie sind in allen Fällen Ausscheidungen der Matrixschichte des Integumentes und finden sich vorzüglich in jenen Abtheilungen, bei denen eine Cuticularbildung ausgeprägt ist. Diese ausserordentlich mannichfaltigen Formationen lassen sich nach ihren Beziehungen zur Oberfläche des Körpers in zwei Gruppen theilen. Die eine davon besteht aus Gebilden, die einfache Erhebungen des Integuments sind. Auf verschieden starken papillenförmigen Fortsätzen der Matrix bildet sich eine dickere Cuticularschichte, die in Form einer Warze, oder, wenn länger ausgezogen, haar- oder borstenartig gestaltet sein kann. Bei bedeutenderer Festigkeit stellt dieser Abschnitt der Cuticula eine allerdings nur scheinbar selbständige Bildung vor. Hieher gehören die derben Papillen und Stacheln, wie sie sich an der Haut vieler Trematoden finden, und zuweilen den Vordertheil des Körpers in verschiedener Ausdehnung besetzen; ferner die Stacheln der Echinorhynchen, endlich die Haken der Cestoden, die bei manchen am vordern Körperende zu einem Kranze zusammengereiht sind. Indem diese, anfänglich nur Verdickungen der Cuticula bildend, mit ihrer Chitinisirung sich auch gegen die Matrix zu einzusenken beginnen, bilden sie einen Uebergang zur zweiten Gruppe.

In dieser entstehen die Borsten oder Stacheln nicht mehr an der Oberfläche, sondern in besonderen Einsenkungen des Integumentes, die recht treffend mit Drüsen verglichen werden. Auch hier geht die Ausscheidung von Zellen (einer oder mehrerer) oder von einer homogenen Protoplasmamasse aus, und gestaltet sich unter allmählicher Chitinisirung in bestimmter Weise, in verschiedenem Grade über die Körperoberfläche vorragend. In der Regel tritt die Borstenbildung erst bei vorhandener Gliederung des Körpers auf. In Volum und Form sind diese Gebilde ausserordentlich wechselnd, und sogar bei den einzelnen Gattungen und Arten vielfach verschieden. Die Hirudineen ausgenommen sind sie bei den Ringelwürmern allgemein verbreitet. Fast immer finden sie sich in Büschel gruppirt (s. oben Fig. 29. *s*), deren jedem Segmente zwei oder vier zukommen. Sie fungiren zum Theil als Locomotionsorgane, bei den Schwimmenden (Vagantes) wie Ruder wirkend; bei einer Umbildung in Haken vermögen sie als Haft- oder Klammerorgane thätig zu sein (Tubicolae).

Wie einfach auch die das eigentliche Integument darstellende Schichte, mag sie aus Zellen oder aus nicht differenzirtem Protoplasma bestehen, sich verhalten mag, so zeigt sie sowohl durch die von ihr ausgehende Differenzirung der vorhin bereits betrachteten Gebilde, als auch durch die Complicirung mit anderen Theilen einen höhern Grad der Ausbildung als Cölenteraten und Infusorien wahrnehmen liessen. An diese beiden niederen Abtheilungen erinnert noch das Vorkommen von stäbchenförmigen Körpern im Integumente bei Turbellarien sowie bei Anneliden, Organe die in einzelnen

Fällen eine Verwandtschaft mit den Nesselzellen zeigen, in anderen Fällen wahre Nesselzellen sind.

Durch die Verbindung mit Drüsen, als gesonderter Secretionsorgane, nimmt das Integument der Würmer eine höhere Stelle ein. Solche Organe sind in fast allen Abtheilungen der Würmer nachgewiesen, und finden sich bei den Annulaten sogar in grosser Verbreitung. Sie scheinen in den meisten Fällen einzellig zu sein, und lagern bald unmittelbar unter dem Integumente bald in den tieferen Theilen des Körpers. Das letztere ist da der Fall, wo keine gesonderte Leibeshöhle vorhanden ist.

Unter den Plattwürmern sind einzellige Hautdrüsen bei den Trematoden bekannt geworden. Sie lagern meist in Gruppen am Vordertheile des Körpers, und kommen auch am hintern Körpertheile in Verbindung mit Saugnäpfen vor. Eine mächtige Ausbildung besitzen die Drüsen bei den Hirudineen, besonders bei den Blutegeln, wo sie, im Körperparenchym zerstreut, mit langen Ausführgängen zur Haut treten. Gleichfalls einzellige Drüsen sind von Leydig im Integument der Lumbricinen und zwar zwischen den Zellen der Matrix nachgewiesen worden. In manchen Fällen rücken sie jedoch tiefer und lassen blos den Ausführgang zwischen die Zellen hindurch treten. Durch den Nachweis einer für die einzelnen Fälle stufenweise sich darstellenden Ablösung der drüsigen Elemente der Matrix ist es wohl gerechtfertigt, im Anschlusse hieran auch jene Drüsen, die, wie für die Blutegel erwähnt, noch weiter vom Integumente entfernt liegen, als Hautorgane anzusehen.

Bei den Gephyreen sind Drüsenschläuche gleichfalls mit dem Integumente verbunden, und ebenso finden sie sich auch bei den höheren Anneliden (s. oben Fig. 29. *d*); der Bau dieser Gebilde scheint jedoch nicht mehr so einfach zu sein, da die Schläuche ein besonderes Epithel als Auskleidung, und zuweilen auch eine gelappte Form besitzen. Den Nemertinen kommen gleichfalls Drüsen, die ein schleimiges Secret liefern, zu.

Die festen Chitingebilde in der Haut der Würmer gehören häufig zu den für die einzelnen Abtheilungen, bis auf Gattungen und Arten herab, charakteristischen Organen. Unter den Plattwürmern sind vorzüglich die parasitisch lebenden Formen damit ausgestattet, welche sich der haken- oder stachelförmigen Gebilde als Haft- und Bohrorgane bedienen. Einfache Stacheln am Vorderende des Körpers besitzen die als Cercarien bekannten Larvenzustände der *Trematoden*. Da dieser Stachel in einer sackförmigen Einsenkung des Integuments entsteht, scheint er sich an die bei *Nemertinen* vorkommenden weit complicirteren Gebilde anzureihen, die bleibende Einrichtungen vorstellen. Es liegt hier eine Weiterentwickelung des bei der Cercaria mit der Einwanderung nicht weiter fungirenden Apparates vor. Bei Süsswassernemertinen (Fig. 38) ist der letztere noch relativ einfach, obgleich der den Stachel bergende Schlauch sich ziemlich weit in den Körper eingesenkt hat. Dagegen ist bei den meerbewohnenden Nemertinen der ganze Apparat vom Integumente unabhängiger geworden und kann kaum mehr zu den Hautorganen gerechnet werden. (Vergl. darüber unten § 88.) Stacheln in kranzförmiger Anordnung besitzen die ausgebildeten Zustände mancher Trematoden (z. B. Distomum echinatum, militare). Einen einfachen Kranz oder deren mehrfache bilden die Haken am sogenannten Kopfe der Tänien. Bei anderen Cestoden geht der Hakenbesatz auf die Saugnäpfe über, in deren Grund dann einfache oder mehrfache Haken in-

serirt sind (Calliobothryum, Acanthobothryum, Onchobothryum). Die hakentragenden Theile differenziren sich zu besondern Organen bei den Tetrarhynchen. Vier rüsselartige rings mit Häkchen besetzte Blindschläuche entspringen hier am Kopfe vor den Saugnäpfen, und können in besondere Scheiden zurückgezogen werden. Auch an dem hinter dem Kopfe liegenden Körpertheile kommt bei Cestoden Hakenbesatz vor (Echineibothryum).

Solche Haken zeigen sich bei den *Trematoden* in Verbindung mit Saugnäpfen als Verstärkungen des Haftapparates (Gyrodactylus, Dactylogyrus, Epibdella, Polystomum appendiculatum). Auch werden für diese Haftorgane noch besondere, oft sehr complicirte Chitinskelete, theils Scheiden für die Haken, theils Gerüste für die Sauggruben aufgefunden. Obwohl diese Hakenbildungen bei Cestoden wie bei Trematoden anfänglich vom Integumente aus entstehen, und als locale in bestimmter Form sich ausprägende Chitinisirungen auftreten, so compliciren sie sich allmählich in hohem Grade. Indem sie mit Fortsätzen gegen das Körperparenchym auswachsen, tritt ein Muskelapparat mit ihnen in Verbindung und dadurch erlangen diese Theile eine höhere Selbständigkeit als ihnen von ihrer ersten Bildung her zukommt. Die Farbung dieser entwickelteren Chitingebilde wird ähnlich wie bei vielen Arthropoden eine bräunliche. (Vergl. Leuckart, Parasiten; Wagener, Cestoden, und A. f. Anat. Phys. 1860. S. 768.)

Durch ihre Genese wie ihre functionellen Beziehungen sind diesen Klammerhaken der Plattwürmer auch jene des in seinen verwandtschaftlichen Beziehungen noch räthselhaften Myzostomum anzureihen.

Bei den *Acanthocephalen* scheinen die Haken und Stacheln theilweise selbständige Organe vorzustellen. Besonders in den Fällen einer Verbreitung über grössere Strecken der Körperoberfläche, stellen sie einfache Fortsätze der Cuticularschichte vor.

Bei den *Anneliden* erreichen jene Hartgebilde ihre grösste Entfaltung. Haare, Borsten, Stacheln, Haken finden sich in den mannichfachsten Modificationen und Gruppirungen vor und sind zugleich für die Abtheilung charakteristisch, denn da wo ähnliche Gebilde in den anderen Abtheilungen vorzukommen scheinen, erweisen sie sich nur in äusserlicher Aehnlichkeit, und sind blosse Auswüchse der Cuticularschichte. Solches gilt für die bei manchen Trematodenlarven (Cercaria setifera) am gegliederten Schwanze vorkommenden »Haarbüschel« (Lavalette, Symbola ad trematod. evolut. hist. Berol. 1855), die von Claparède als feine streifige Cuticularlamellen erkannt worden sind. Auch von den Chitinhaken und Stacheln der Trematoden und Cestoden sind die Borsten der Anneliden dadurch verschieden, dass sie nicht anfänglich auf der Hautoberfläche entstehen und erst später mit Basalfortsätzen sich einsenken, sondern dass sie in besonders gebildeten Follikeln sich anlegen. Sie finden sich einzeln oder in Büscheln in zwei oder vier lateralen Reihen angebracht, so zwar dass jedem Segmente des Körpers ein oder zwei Paare davon zukommen. Bald ragen sie nur wenig bemerkbar über die Haut vor wie bei Lumbricus (doch besitzen einzelne Arten L. corethrurus nach Fritz Müller, A. Nat. 1857. am hintern Körperabschnitt längere Borsten), bald stellen sie weit vortretende Gebilde dar. Wo Rudimente von Gliedmaassen (Fusstummeln) vorkommen, sind die Borstenbüschel in der Regel an diesen angebracht. Am bedeutendsten sind sie in der Familie der *Aphroditeen* entwickelt, wo ein Theil der feineren Borsten eine den Rücken des Thieres bedeckende, und daselbst einen besondern Hohlraum umschliessende verfilzte Schichte darstellt. — Nicht zu verwechseln mit diesen Borstenbildungen sind die haarähnlichen Fortsätze des Integuments bei Pheruseen, bei denen sowohl Matrix als Cuticula betheiligt ist.

Obschon die Borsten der Anneliden in Anordnung und Form, bei aller Mannichfaltigkeit unter den einzelnen Abtheilungen, innerhalb derselben constantere Verhältnisse

bieten, so treffen sie sich doch nicht gleichmässig in allen Lebenszuständen. Während des Larvenstadiums gehören auch die da vorhandenen Borsten zu den provisorischen Organen. Sie fallen aus und werden durch neue ersetzt, die von den embryonalen ganz verschieden sein können. (Vergl. Leuckart, A. Nat. 1854.) — Ein Wechsel der Borsten findet auch später noch statt. Neben den ausgebildeten trifft man in der Bildung begriffene (Reserveborsten), welche allmählich an die Stelle der älteren zu treten bestimmt sind. Ein Wechsel der Form tritt hiebei nicht mehr ein.

Die sämmtlichen Cuticularbildungen zu Grunde liegende Matrix (Hypodermis) erscheint bei den der ersteren entbehrenden Abtheilungen (Turbellarien) an der Körperoberfläche als Epithelialüberzug (Epidermis). Sie bietet durch ihre verschiedenen Zustände ein besonderes Interesse dar. Von der Zusammensetzung aus gesonderten Zellen zu einer kernhaltigen Protoplasmaschichte, wie sie unter der Cuticularschichte der Nematoden erscheint, finden sich Uebergänge vor. Man kann so die Zellen als Differenzirungen der continuirlichen Protoplasmaschichte ansehen, und wird bei einer Vergleichung dieser Zustände mit den bei Infusorien gegebenen, bemerkenswerthe Anschlüsse finden. Bei den Nematoden sind nach Schneider im Allgemeinen Kerne sogar nur sehr spärlich vorhanden, sie fehlen auf grossen Strecken, meistens an beschränkten Stellen, am Vorderende des Körpers vorkommend. Diese Schichte hängt meist ganz innig mit den abgesonderten Cuticularmembranen zusammen, und kann häufig von der innersten gar nicht gelöst werden, so dass daraus der genetische Zusammenhang aufs klarste erhellt. Wir müssen somit die Cuticularbildung durch allmähliches Differentwerden der peripherischen Protoplasmalage entstanden denken, und einen Prozess statuiren, durch welchen die Eiweisssubstanz des Protoplasma allmählich in Chitinsubstanz oder eine dieser chemisch verwandten, sich umwandelt. Derselbe Vorgang besteht auch da, wo die Matrix aus Zellen sich zusammensetzt.

Wo Färbungen des Integuments vorkommen, ist die unter der Epidermis liegende Gewebsschichte gewöhnlich der Sitz des Pigmentes. Die farbig schillernde Erscheinung des Integuments vieler Würmer, besonders aus der Klasse der Anneliden, rührt dagegen von den streifigen Cuticularschichten her und ist als Interferenzerscheinung anzusehen. — Eigenthümlich ist das Vorkommen von grünem Farbstoffe in der Haut bei Turbellarien (Vortex viridis, Convoluta Schultzii), welcher von M. Schultze als Chlorophyll erkannt worden ist. Nicht minder bemerkenswerth ist die von demselben Forscher (Würzb. Verhandlungen V.) beobachtete Einlagerung von Kalkconcrementen in der Haut von Turbellarien (Sidonia elegans). Nicht hiemit zusammenhängend sind Einlagerungen von Kalkkörnern bei Trematoden und Cestoden, welche mit dem excretorischen Apparat in Zusammenhang stehen. (Siehe darüber unten.)

Die oben erwähnten stäbchenförmigen Gebilde im Integumente der Würmer nehmen, wie M. Schultze (Turbellarien) zuerst nachgewiesen hat, ihre Entstehung in Zellen. Entweder findet sich nur ein einziges Stäbchen in einer Zelle, oder mehrere, oft in grosser Zahl. Sie finden sich bald zerstreut in der Epidermis, bald dichter beisammen. Bei Turbellarien haben sie ihre grösste Verbreitung. Während sie den See- und Süsswasserplanarien constant zukommen, werden sie in der Haut der Landplanarien vermisst (M. Schultze, Abh. d. naturf. Ges. zu Halle. IV.). Zellen, die spindelförmige Stäbchen einschliessen, sind übrigens auch im Parenchym von Turbellarien beobachtet (Claparède, Etud. anatomiques. S. 60). Mit Nesselzellen besitzen diese Gebilde nur eine ganz allgemeine Aehnlichkeit. Auch die von M. Müller (De vermibus quibusdam maritimis. S. 28) an dem Rüssel von Meckelia beschriebenen Stäbchen mit Fadenanhang entbehren des Kriteriums der Nesselzellen (vergl. oben S. 117). Dagegen finden sich bei den höheren Anneliden Stäbchen und stäbchenführende Zellen und sind theils durch M. Müller, theils durch Claparède (Beobachtungen über Anat. und Entwickelungsgesch.

1863), u. a. in grosser Ausdehnung nachgewiesen worden. Man trifft sie hier in der Regel im Integumente der Parapodien oder Fusstummeln oder an den Anhängen derselben. (Vergl. auch Kölliker, Würzb. Zeitschr. V.) Die functionelle Bedeutung dieser Gebilde ist unbekannt. Vielleicht stellen sie ein zur Abwehr dienendes Secret vor, wie wenigstens durch eine Beobachtung von Fr. Müller wahrscheinlich gemacht wird, wenn die feinen kurzen Borstchen die eine Aricice auf Reiz aus kleinen Follikeln entleert, den stäbchenförmigen Körpern an die Seite gestellt werden dürfen (A. Nat. 1858. S. 247). Wirkliche Nesselzellen sollen nach Keferstein im Integumente des hintern Körpertheiles bei Gephyreen (Anoplesomatum) vorhanden sein. Von M. Schultze und O. Schmidt sind sie bei Turbellarien (Microstomeen) mit Bestimmtheit nachgewiesen werden.

Ueber die Drüsen der Trematoden ist vorzüglich bei G. Wagener nachzusehen. Die Function dieser Drüsen, von denen die in der Nähe des Mundes sich öffnenden auch als »Speicheldrüsen« erklärt wurden, ist unbekannt. Von den Hautdrüsen der Nemertinen wird Schleim abgesondert. Eine bestimmtere Function besitzen die auf der Haut der Egel ausmündenden Drüsen, deren secernirende als einfache Zellen erscheinende Abschnitte im Körperparenchym zerstreut sind (vergl. die schöne Abbildung Leydig's in seinen Tafeln zur vergl. Anat. Taf. I. Fig. 6.). Das Secret dieser Drüsen ist zur Bildung der als »Cocon« bekannten Hülle der Eier bestimmt. Daher finden sich die Drüsen nur zur Zeit des Eierlegens in voller Entwickelung. Eine ähnliche Bedeutung besitzt eine am Körper der Regenwürmer vorhandene gürtelförmige Drüsenschichte, die das sog. »Clitellum« (Sattel) bildet. Sie liefert die Kapseln um die einzelnen Eier. — Bei Piscicola sind jene einzelligen Drüsen nur am Mund- und am Endsaugnapfe ansehnlich entwickelt vorhanden, ebenso bei Branchiobdella, während sie am übrigen Integumente rudimentär erscheinen.

Bei den *Gephyreen* sind drüsenartige Schläuche bald in die Haut eingesenkt (Sipunculus), bald liegen sie in papillenförmigen Erhebungen des Integuments, welch' letztere übrigens auch da vorkommen, wo keine Beziehungen der Drüsen zu ihnen bestehen (Keferstein, Z. Z. XII. S. 41). Zu diesen mit einer feinen die Cuticula durchbrechenden Oeffnung mündenden Drüsen treten regelmässig Nervenverzweigungen. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass hier ein sensibler Endapparat des Nervensystems vorliegt, wie von Leydig (A. A. Ph. 1861. S. 605) vermuthet wird und auch durch Semper (Z. Z. IV) wahrscheinlich gemacht wurde. Da aber auch zu Drüsen Nervenendigungen treten, so wird zur Feststellung einer Meinung über jene Organe eine nähere Untersuchung abzuwarten sein.

Die Drüsen der höheren Anneliden erscheinen unter sehr verschiedenen Zuständen und bedürfen noch genauer Prüfung. Sie scheinen bald allgemein über den Körper verbreitet, bald an den einzelnen Segmenten in Gruppen vertheilt zu sein und an den Seiten des Körpers auszumünden. Wohl durchgehend gehören sie den einzelligen Formen an. Bei der den Sylliden nahe stehenden Gattung Sphaerodorum finden sich Drüsenschläuche (vergl. Fig. 29) in den kugligen Rückencirren (Claparède, Beobacht. S. 51. Kölliker, Würzh. Zeitschr. V.). Hieran sind wohl auch die von Claparède näher beschriebenen (op. cit. S. 52) Kapseln zu reihen, die zu vier in jedem Segmente lagern und mit gewundenen Fäden- oder Stäbchen führenden Schläuchen gefüllt sind. Bei allen Phyllodocen und vielen Nereiden kommen solche Schläuche in Form von Knäueln, aber ohne den Stäbcheninhalt vor.

Stütz- und Bewegungsorgane.

Skelet.

§ 65.

In functioneller Beziehung spielt das Integument besonders bei etwas festerer Beschaffenheit in vielen Abtheilungen der Würmer eine bedeutende Rolle als Stützorgan. Beachtenswerther müssen uns aber die Organe sein, die jene Function ohne Nebenbeziehungen besitzen. Als solche Stützorgane trifft man bei einer Anzahl von tubicolen Anneliden im Kopfsegmente Knorpelstücke, von denen aus Fortsätze in die federbuschartigen Kiemen sich verzweigen, und dort bis zu den Verzweigungen als feine Streifen sich verlängern.

Während jener Kopfknorpel aus einer auf eine kleine Abtheilung beschränkten Anpassung hervorging, treffen wir bei *Tunicaten* einen Stützapparat anderer Art und von grösserer morphologischer Bedeutung. In dem schwanzartigen Ruderorgane der *Appendicularien* besteht nämlich ein Axenorgan, das bis zum Körper des Thieres sich fortsetzt. Das Organ wird aus Zellen gebildet, die eigenthümliche Modificationen eingehen, und einen von continuirlicher Scheide umgebenen Strang formiren. Dieses Axenorgan erhält sich bei allen jenen Tunicatenlarven, welche den beweglichen Ruderschwanz besitzen, somit bei Ascidien und Doliolum. Mit dem Schwanze geht es verloren. Seine Zusammensetzung lässt in der *Chorda dorsalis* der Wirbelthiere ein Homologon erkennen.

Endlich muss noch als Stützorgan des Kiemenskelet der *Enteropneusti* hervorgehoben werden, welches aus einem Gitterwerk von homogenen Stäbchen (Cuticulargebilden) zusammengesetzt wird, und in Anordnung wie in Genese mit dem Kiemenskelete der niedersten Wirbelthiere, der Leptocardier, Aehnlichkeiten darbietet.

Ueber die Bildung der Chorda der Tunicaten s. Kowalewsky op. cit. Die Anlage des Organs geschieht durch eine einfache Zellenreihe, die von einer bindegewebigen (?) Scheide umgeben sein soll. Zwischen den Zellen erfolgt später eine Abscheidung, welche allmählich einen continuirlichen Gallertstrang herstellt, der dann als glashelles Gebilde den Raum der Scheide erfüllt.

Ueber das Kopfskelet der Röhrenwürmer s. Quatrefages (l. c.); ferner Leydig, Z. Z. III. S. 328.

Muskelsystem.

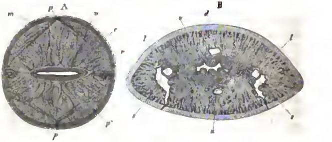
§ 66.

Die Muskulatur der Würmer liegt unmittelbar unter dem Integumente, und bildet bei den meisten den mächtigsten Theil der die inneren Organe umschliessenden Hülle. Da wo bei den Infusorien eine entweder nur durch Streifung angedeutete, oder in Form von wenig scharf abgegrenzten Längs-

bändern unterscheidbare contractile Leibesschichte bestand, ist durch histiologische Differenzirung eine ausgebildete Muskulatur aufgetreten. In der allgemeinen Anordnung der Fasern lassen sich nach den Untersuchungen Schneider's mehrere differenzirte Typen unterscheiden, die zugleich verwandtschaftliche Beziehungen sonst entfernt stehender Abtheilungen begründen und sich in folgender Weise charakterisiren lassen.

1) Ring-, Längs- und Sagittalfasern bilden eine zusammenhängende Muskelmasse, bei welcher die beiden ersteren in Schichten gesondert und von den Sagittalfasern durchsetzt sind. Die Ringfasern bilden eine äussere und eine innere Schichte, zwischen welchen die Längsfaserschichte eingeschlossen liegt. Die Sagittalfasern gehen meist von den Binnentheilen des Körpers gegen die Oberfläche aus. An den Seitenrändern des Körpers erstrecken sie sich unmittelbar von der Rücken- zur Bauchfläche. Diese Anordnung der Muskulatur besitzen die Plattwürmer und von den Annulaten noch die Hirudineen und Onychophoren (Peripatus). Dabei kommen aber auch noch schräg gekreuzte Muskelfasern vor, die nur bei den Rundwürmern und rhabdocölen Turbellarien fehlen.

Fig. 30.



2) Die Längsfaserschichte ist nicht blos vorherrschend, sondern sogar die ausschliessliche Muskulatur. Das ist der Fall bei den Nematoden und Chätognathen, und bei Polygordius. Hier sind wieder verschiedene Verhältnisse in der Vertheilung der Längsmuskeln gegeben. Die Muskelfasern verlaufen entweder als flache, mit den Breitseiten an einander liegende Bänder, in einer unmittelbar unter der Matrix des Integuments liegenden Schichte, oder sie stellen mit den Kanten gegen einander gerichtete, also mit den Flächen je nach aussen und innen sehende Fasern vor. In beiden Fällen bieten sie Eigenthümlichkeiten in der Gruppirung. Durch eine dorsale und ventrale Medianlinie werden sie in zwei seitliche Massen geschieden, indem an der genannten Linie andere Gewebe sich zwischen die Muskelfasern bis

Fig. 30. Querschnitte von *Ascaris lumbricoides* A. und *Hirudo* B. *c* Cuticularschichte. *m* Muskelschichte. *r* Seitenlinie mit dem Excretionsorgan. *pp* obere und untere Medianlinien. *p'* Quere Fasern. *v* Darm. *d* dorsaler, *l* seitlicher Gefässstamm. *s* Blase der Excretionsorgane. *n* Bauchmark.

zum Integument vordrängen. Die beiden Hälften des Muskelschlauches bestehen aus unmittelbar an einander liegenden Fasern (Gordius, Trichocephalus). Bei der Mehrzahl der Nematelminthen tritt an diesen Seitenhälften eine weitere Differenzirung auf, indem die Elemente der Muskelschichte durch Zwischentreten anderer Organe auseinander weichen. Diese Seitenlinie (Fig. 30. A *r*) verbreitert sich bei sehr vielen Nematoden zu einem in verschiedenem Grade entwickelten Seitenfelde, welches auch bei den Chätognathen vorhanden ist.[1]

3) Die Muskulatur des Körpers besteht aus einer äussern Ring- und innern Längsfaserschichte. Beide sind bei den Gephyreen und Acanthocephalen nicht in bestimmte Felder gesondert, obwohl bei den ersteren die einzelnen Längs- oder Quermuskelzüge häufig in Abständen von einander gelagert sind. Dagegen besitzen die Anneliden ein deutliches Seitenfeld, indem auch hier die Längsmuskeln in zwei dorsalen und zwei ventralen Zügen angeordnet erscheinen. Beide Schichten sind in der Art ungleich ausgebildet, dass die Längsfaserschichte die mächtigere ist. Eine Schichte transversaler Fasern geht von der ventralen Medianlinie zu den Seitenfeldern; sie wird in der Regel durch einzelne Bündel von Fasern vorgestellt.

Ausser dieser dem gesammten Körper zukommenden Muskulatur sind noch einzelne Muskeln für besondere Organe vorhanden. Sie werden wo es nöthig ist bei diesen berücksichtigt werden, und hier soll nur der die Borstenbündel bewegenden Muskeln Erwähnung geschehen.

Nur wenige gesonderte Muskelzüge besitzen die *Bryozoën*, aber diese zeigen eine bestimmte Anordnung. Ausser einzelnen die Leibeshöhe von der Körperwand zum Darmcanale durchziehenden Bündeln und hin und wieder in der Körperwand vorkommenden Ringmuskeln sind besonders die Retractoren der Arme hervorzuheben. Sie bestehen nur da, wo die Tentakel oder die sie tragenden Arme zurückziehbar sind, und werden dann von zwei starken vom hintern Körperende vorspringenden Strängen gebildet, die zu der Tentakelbasis treten und dort sich vertheilen. Unter den *Tunicaten* sind Muskeln als Längs- und Ringfasern im Mantel der festsitzenden entwickelt, wo sie eine unter dem Mantel befindliche continuirliche Schichte bilden, und besonders um die Athem- und Kloakenöffnung einen Schliessmuskel herstellen. Bei den schwimmenden Tunicaten ist diese Muskulatur in einzelne, bald isolirt verlaufende (Doliolum), bald theilweise zusammenhängende Reifen (Salpa) aufgelöst. Mit dem Hautmuskelschlauche der übrigen Würmer ist in diesem Verhalten wenig Gemeinsames zu erkennen, und es erscheinen auch in dieser Beziehung die Tunicaten als eine sehr isolirte Abtheilung.

Sowohl in der Anordnung der Muskeln wie im Verhalten ihrer Formelemente bieten die einzelnen Abtheilungen bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten dar. Unter den *Plattwürmern* mit Ausschluss der Nemertinen bieten die einzelnen Schichten der Muskulatur durch zwischengelagerte Bindesubstanz häufig Unterbrechungen, so dass sogar die einzelnen Muskelfasern einen isolirten Verlauf besitzen. Das gilt besonders von den niedern Turbellarien und kleinen Arten von Trematoden. Bei den letztern sind auch sagittale das Körperparenchym durchsetzende Fasern, beständig vorhanden, selbst da wo die Ring- und Längsmuskeln nur wenig ausgeprägt sind. Sie nehmen häufig

einen schrägen Verlauf. Die Längsmuskelschichte ist die entwickeltste. Bei den See-Nemertinen sind die Muskelschichten geschlossen, auch kommt hier (nach KEFERSTEIN bei Cerebratulus) auf die innere Ringfaserschichte noch eine Längsschichte, so dass also vier Schichten bestehen. Davon sind die zwei mittleren die mächtigsten. — Abweichend von den Nemertinen verhält sich Balanoglossus, bei welchem der Muskelschlauch durch Medianlinien getheilt ist. Die bezüglich der Muskulatur den Plattwürmern nahestehenden Hirudineen reihen sich durch die reichliche Entwickelung von Bindesubstanz zwischen den Muskelzügen mehr den niederen Formen jener Abtheilung an. Durch dieses Verhalten sowie durch die Ausbildung sagittaler Fasern wird der Muskelschlauch auch hier untrennbar vom Parenchym des Körpers. Als Verschiedenheit von den Platyelminthen kann die bündelweise Gruppirung der Muskelfasern aufgeführt werden. Wenn wir hierin nur eine Vermehrung der Elemente erkennen, so ist im gesammten Muskelapparat der Hirudineen nur eine Weiterentwickelung der bei den Trematoden u. a. gegebenen Verhältnisse zu sehen. Abweichend verhält sich Branchiobdella, bei welcher Gattung das Vorkommen einer Leibeshöhle den Hautmuskelschlauch selbständiger erscheinen lässt.

Für die *Nematelminthen* sind specielle weitere Trennungen des Längsmuskelschlauches hervorzuheben. Es können nämlich noch accessorische, den Seitenfeldern oder den ventralen Linien beigeordnete Linien auftreten. Secundäre Ventrallinien besitzt Mermis. Auch unter den *Anneliden* sind solche unterhalb des Seitenfeldes verlaufende Linien vorhanden (SCHNEIDER). Sie sind ausgezeichnet durch die Ausmündungen der Schleifencanäle. — Die an die Seitenfelder tretenden transversalen Muskelbänder sind bei den Arenicolen, Amphitrilen, Terebellen und Ophelien, sowie bei Pelyophthalmus nachgewiesen. Sie nehmen ihren Ursprung über dem Bauchmark. (Vergl. GRUBE in RATHKE, zur Fauna Norwegens. A. L. C. XX. 1. Ferner CLAPARÈDE, Glanures zootom. S. 13.)

Die Schwierigkeit, für die *Tunicaten* bezüglich der Muskulatur Aufschlüsse zu finden, beruht zum Theil in unserer noch sehr geringen Kenntniss dieser Thiere. Am Ruderschwanz der Ascidienlarven wie der Appendicularien ist eine continuirliche, den Axenstrang umgebende Muskelschichte vorhanden.

Im Baue der histiologischen Elemente der Muskulatur bieten die Würmer beträchtliche Verschiedenheiten wie keine andere Abtheilung. Auch daraus kann man entnehmen, dass wir es hier mit Thierformen zu thun haben, die nach sehr verschiedener Richtung entwickelt sind. Die Muskelfasern zeigen sich durchweg als längere oder kürzere Gebilde, die in der Regel selbst da wo sie eine beträchtliche Ausbildung besitzen, das Product einer einzigen Zelle sind, wie aus dem Verhandensein eines einzigen Kernes geschlossen werden kann. Unter den Plattwürmern besitzen die niedern Formen nur blasse oft schwer unterscheidbare Fasern, die auch Verästelungen darbieten. Bei den höhern Plattwürmern stellen sie Röhren vor, indem die contractile Substanz einen hohlen Cylinder bildet, welcher indifferentes Protoplasma mit dem Kerne umschliesst. Der contractile Theil der Faser zeigt zuweilen eine fibrilläre Streifung. Diese Structur der Muskelfaser besitzen auch die *Onychophoren* wie die *Hirudineen* (vergl. über letztere besonders LEYDIG), ferner die *Acanthocephalen* und *Gephyreen*. In den beiden letztern Abtheilungen sind die Fasern jeder Schichte durch Anastomosen verbunden, wodurch besonders bei den Acanthocephalen ein Netzwerk von Fasern zu Stande kommt. Die Rindenschichte zeigt eine fibrilläre Streifung, die bei den Gephyreen in Bildung getrennter Fibrillen übergeht.

Unter den *Nematelminthen* zeigt Gordius die einfachsten Zustände. Die Muskelfasern sind breite aber dünne Bänder, mit den Flächen an einander gereiht. Bei anderen sind besondere Differenzirungen der Fasern bemerkbar. Sie stellen rhomboidale Platten vor, die häufig auch in lenggestreckte Fasern übergehen können; die contractile Substanz ist fibrillär gestreift. Diese Zellen bilden hinter einander liegend acht Längsreihen

(Oxyuris, Sclerostomum, Dochmius, Oxysoma, Leptodera u. a.). In einem andern Zustande erscheinen die Muskelfasern durch rinnenförmige oder auch plattcylindrische Bildung. Jede Faser stellt eine sehr tiefe Rinne vor, die entweder als solche ausläuft oder gegen die Endeu zu cylindrisch sich abschliesst. Der offeue Theil der Rinno ist immer gegen die Leibeshöhle gerichtet. Die Wandungen bestehen aus contractiler Substanz mit fibrillärer Zerklüftung. Den schmalen Raum der Rinne füllt Protoplasma und von den Rändern setzt sich eine zarte Membran in ein beutelförmiges Gebilde fort, welches von jeder Muskelfaser her in die Leibeshöhle einragt. Der grösste Theil der letzteren wird häufig durch diese beutelförmigen Anhänge der Muskelfasern ausgefüllt. (Ascaris lumbricoides. Vergl. Fig. 80.) Von den Beuteln verlaufen schräge Stränge (Querfasern) zu den Medianlinien. Sie zeigen nicht selten eine fibrilläre Beschaffenheit, und sind früher als Nerven betrachtet worden. An einzelnen Stellen findet man sie deutlich als Muskelfibrillen (SCHNEIDER. A. A. Ph. 1863. S. 18.). Wo die Beutel nicht entwickelt sind, treten diese Stränge an Fortsätze der Muskelfasern. Diese Bildung stimmt im Ganzen mit den obenerwähnten Muskelröhren, wie denn die Fasern häufig in seitlich plattgedrückte Röhren übergehen. Der Unterschied von den Muskelfasern der Hirudineen liegt aber darin, dass die contractile Substanz nicht ringsum gleichmässig abgesetzt ist; an einer grössern oder kleinern Stelle bleibt die Röhre offen und erscheint dann als Rinne, deren Ränder in die erwähnten blasenförmigen Gebilde übergehen. Von den platten Muskelzellen weichen diese letzterwähnten Formen nicht wesentlich ab, indem auch da die contractile Substanz nicht ringsum an der ganzen Zelle gebildet ist, vielmehr nur an einer (der äussern) Fläche derselben, während der gegen die Leibeshöhle sehende Theil der Zelle, ähnlich wie die Blasenanhänge der anderen Form, als indifferent gebliebener Theil den Kern enthaltend vorspringt. Beiderlei Zustände finden sich übrigens nicht nur innerhalb gleicher Gattungen, sondern sogar in allmählichem Uebergange an einem Individuum vor, und documentiren auch dadurch nahe Verwandtschaft. Bei der letztangeführten Form der Muskelzellen liegt meist eine grössere Anzahl von Fasern im Muskelschlauche neben einander (Ascaris, Enoplus, Physaloptera, Hedruris, Cucullanus). Ueber die Muskeln der Nematoden vergl. SCHNEIDER, A. A. Ph. 1860. S. 224. und Monogr. der Nemat. S. 199. LEYDIG, A. A. Ph. 1861. S. 606. Ferner LEUCKART, Parasiten. II. S. 32. — Ausgezeichnet von den übrigen Nemathelminthen sind die *Chätognathen* durch die Querstreifung ihrer Muskelfasern, mit welchem Umstande die Raschheit der Bewegungen im Einklange steht. Andeutungen dieses Verhaltens kommen nur noch hin und wieder bei den Anneliden vor. Allgemein quergestreift ist die Körpermuskulatur der schwimmenden Tunicaten, bei denen die Muskelbündel eine sehr regelmässige Anordnung darbieten.

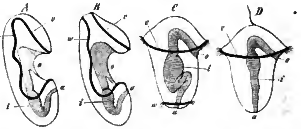
Bewegungsorgane und Gliedmaassen.

§ 67.

Als Bewegungsorgane fungiren bei den Würmern erstlich die Wimpern der Leibeshülle, dann die Körpermuskulatur durch wechselnde Contractionen und Expansionen des Leibes, und endlich besondere als Körperanhänge erscheinende Differenzirungen des Hautmuskelschlauches. Die Verbreitung der Cilien ist bereits oben besprochen. Ihre Bedeutung als locomotorischer Apparat ist eine dem Verhalten bei Infusorien ähnliche bei den rhabdocölen Turbellarien, zum Theil auch noch bei den dendrocölen und bei Nemertinen, doch übernimmt hier der Hautmuskelschlauch, namentlich bei

den letzteren die wichtigere Rolle. Ausschliessliches Bewegungsorgan bleibt das Wimperkleid daher nur in den Jugendzuständen, wo es auch den andern Plattwürmern zukommt. Durch Fortsatzbildungen des Körpers wird die wimpertragende Oberfläche vergrössert, und daraus entspringt für die Cilien eine erhöhte Leistung für die Locomotion. Aehnlich verhalten sich auch die Larven der Gephyreen und der meisten Anneliden. Die Cilien ordnen sich nämlich auf leistenartige Vorsprünge, die bestimmte Strecken der Leibesoberfläche als Wimperschnur oder Wimperkranz umziehen, und in ihrer Anordnung für die einzelnen Abtheilungen meist ein charakteristisches Verhalten darbieten. Ein oder mehrere Wimperkränze umgürten den Körper. Wenn auch sonst die Körperoberfläche noch Cilien trägt, so sind die der Wimperreifen doch mächtiger entwickelt und ihr Schlagen fördert wesentlich die raschere Ortsbewegung. Von diesen Wimperreifen ist einer (Fig. 31. *B C D v*) beständiger als die übrigen, er tritt zugleich am frühesten auf, und theilt den Körper in einen vordern und hintern Abschnitt. Der erstere stellt den spätern Kopf des Wurmes vor, während aus dem andern Abschnitt der ganze übrige Leib des Thieres sich entwickelt. Der primitive

Fig. 31.



Wimperkranz erhält sich in einer Abtheilung der Würmer, bei den *Räderthieren*. Indess der hintere Abschnitt in einen mehr oder minder gegliederten Körper sich differenzirt, bildet sich der vordere auf einer wulstförmigen Verdickung lange Cilien tragend zu einem besondern Organe aus, welches für diese Abtheilung charakteristisch wird. Dieses Räderorgan — von der Bewegung seiner Cilien so bezeichnet — zeigt sich in sehr verschiedenen Formzuständen. Es bleibt entweder einfacher, mehr im Anschlusse an die primitiven Zustände, oder es breitet sich in lappenartige Fortsätze aus (Tubicolaria) oder bildet tentakelartige Verlängerungen (Stephanoceros), die häufig nur in den Jugendzuständen der Ortsbewegung dienen, indess sie später bei festsitzender Lebensweise des Thieres für Zuleitung von Nahrungsstoffen, durch den mittelst der Wimperaction erzeugten Strudel, in Verwendung stehen. Die letztere Beziehung stellt sich auch bei den *Bryozoën* heraus. Nach Bildung der Tentakel sind es die an ihnen auftretenden Wimperhaare,

Fig. 31. Anordnung der Wimperschnüre bei Echinodermen- (*A B*) und Wurmlarven (*C D*). *v* vorderer, *w* hinterer Wimperkranz. *o* Mund. *i* Darmcanal. *a* After.

mittelst deren die jungen Thiere bis zur Gründung eines festsitzenden Stockes umherschwimmen. Diese Wimpern der Tentakelschnüre scheinen jedoch mit denen eines primitiven Wimperkranzes nicht zusammengestellt werden zu dürfen, und stellen sich wie die Tentakel selbst als secundäre Gebilde heraus. Es besteht nämlich vor der Entfaltung der Tentakeln ein Wimperkranz, innerhalb dessen die Tentakel erst hervorsprossen. Durch die Lagerung der Mundöffnung entbehrt zwar dieser Wimperkranz der Uebereinstimmung mit der verbreiteteren Form, allein es bestehen doch noch für einige Abtheilungen nahe Beziehungen z. B. mit den Gephyreen (s. Anmerkung). Die grosse Verbreitung dieser Einrichtung geht auch aus ihrem Vorkommen bei sonst mit Rundwürmern übereinstimmenden Würmern (Polygordius) hervor. Wir werden somit hierin eine Einrichtung zu erkennen haben, die von einer vielen Abtheilungen der Würmer gemeinsamen Stammform aus sich fortvererbt hat. Da wir sie bei den Echinodermen wie bei Mollusken wiederfinden, leitet sie uns zur Erkennung noch tiefer gehender Verbindungen hin.

Was die vom Hautmuskelschlauche ausgehende Bildung von Gliedmaassen angeht, so sind deren nicht nur in functioneller, sondern auch in morphologischer Hinsicht mehrfache zu unterscheiden. Zuerst sind solche Gebilde am vordersten Körperabschnitte zu beachten, welche diesen als Kopf von dem übrigen Körper auszeichnen. Im einfachsten Falle werden sie durch nicht scharf geschiedene Theile dargestellt, die als allmähliche Verlängerungen erscheinen. Solche Gebilde treten unter den Plattwürmern bei manchen Planarien auf, und sind als Anfänge einer Fühlerbildung anzusehen. Die Bildung dieser sensorischen Gliedmaassen kommt zu vollständiger Entwickelung bei den Chätopoden unter den Anneliden, wo das erste Metamer (Kopflappen) des Körpers bald an den Seiten und damit paarig, bald auch am Vorderrande, contractile Fortsätze in verschiedener Zahl und Bildung trägt. Diese Fühler sind entweder einfach, oder durch Segmentirung weiter differenzirt, oder auch durch secundäre Fortsätze ausgezeichnet. Durch Anpassung an die mannichfachsten Lebensverhältnisse sind sie in Gebilde mannichfacher Art umgewandelt und dienen vielerlei Verrichtungen, von denen die respiratorische die belangreichste ist. Diesen Gebilden müssen auch die Tentakel der *Bryozoën* beigezählt werden. Fadenförmige Fortsätze die, von Cilien umsäumt, auf einer scheibenförmigen oder lappenartig ausgezogenen Fortsetzung des Integumentes (Lophophor) am oralen Körperende angebracht sind. Die erstere Form des Lophophor ist die verbreitete. Die Mundöffnung nimmt dann die Mitte ein. Im andern Falle ist der Lophophor in zwei eine Hufeisenform besitzende Fortsätze ausgezogen (s. unten Fig. 42. *B. br.*), die von der ersten einfachen Form abgeleitet werden können.

Eine andere Abtheilung bilden die locomotorischen Gliedmaassen, seitliche Fortsätze der Metameren des Körpers, als Fusstummeln oder Parapodien (HUXLEY) bezeichnet. Sie treffen sich stets paarig für jedes Segment, zu zweien oder zu vieren. Im letztern Falle nimmt ein Paar den dorsalen, ein anderes den ventralen Abschnitt der Seite des Körpers ein. Sie tragen Borsten und häufig auch fadenförmige Anhänge (Cirren),

die nicht nur mannichfaltig gestaltet sind, sondern auch die Parapodien an Volum übertreffen können, oder bei deren Rückbildung sich ganz an die Stelle derselben setzen. Auch die Kiemen können als Modificationen von Cirren oder doch als damit zusammenzustellende Gebilde und als Anhänge der (dorsalen) Parapodien angesehen werden. Sie rücken bei vielen von diesen ab und erscheinen dann als selbständige Körperanhänge. Zuweilen sind dorsale und ventrale Parapodien jeder Seite einander sehr genähert, von welchem Zustande an alle Uebergänge bis zur völligen Verschmelzung zu einem einzigen Paare sich kundgeben (Sylliden). Dieses nimmt dann genau die Seite des Körpers ein, und trägt die sonst auf dorsale und ventrale Parapodien vertheilten secundären Anhänge (Borsten und Cirren). Der Ausbildungsgrad der Parapodien ist sehr mannichfach, und wird durch Beziehung zu den Borstengruppen complicirt. Eine Umbildung erfolgt durch eine Verbreiterung des Endes der einzelnen getrennten oder noch verschmolzenen Parapodien oder vielmehr deren Cirren, woraus dann Ruderplatten hervorgehen (Phyllodoceen). Als besondere durch Umwandlung dorsaler Cirren entstandene Anhangsgebilde der Parapodien erscheinen die Elytren, schuppenartige Lamellen, welche bei gewissen Anneliden (Aphroditeen) über den Rücken hin sich über einander lagern, und alternirend durch kurze Fortsätze vertreten sind. Während die als Locomotionsorgane thätigen Parapodien der Anneliden als die Anfänge jener Gliedmaassenbildung erscheinen, die bei den Gliederthieren zu einer vollkommneren Entfaltung gelangt, entbehren sie doch noch der Selbständigkeit, insofern sie keinen eigenen Muskelapparat, wie die Gliedmaassen der Arthropoden, besitzen, und nur durch die Bewegung der bezüglichen Metameren in Thätigkeit gesetzt werden. Die Ortsbewegung wird dabei bei den höheren, ebenso wie bei den niederen Würmern durch den gesammten Körper bewerkstelligt. Durch jene Beziehungen zu einer höher entwickelten Form erscheinen jedoch die Parapodien als Gebilde, die an morphologischem Werthe viele andere, aus Anpassungen in engeren Kreisen hervorgegangene Einrichtungen übertreffen. —

Eine nicht minder wichtige Bedeutung dürfte dem Ruderschwanze der *Tunicaten* zukommen, da wir in diesem ein mit der Chorda dorsalis der Wirbelthiere verwandtes Stützorgan vorkommen sehen (s. oben S. 175), wenn auch für jetzt nähere Nachweisungen noch unausführbar sind.

Als untergeordnete Gebilde des Hautmuskelschlauches müssen unter anderen die Saugnäpfe angesehen werden, die sowohl bei Cestoden und Trematoden, als auch bei den Hirudineen verbreitet sind und durch die Verschiedenheit in der Zahl wie des Ortes nur innerhalb der einzelnen Abtheilungen auf eine gemeinsame Abstammung hinweisen. Sie sind aus Anpassungen von localer Bedeutung hervorgegangen, und ihre Function bezieht sich ebenso auf die parasitische Lebensweise als auf die Ortsbewegung, letztere namentlich bei den Hirudineen ausgeprägt.

Die wimpertragenden Fortsätze bei Larven von Planarien sind zuerst von J. Müller (A. A. Ph. 1850) beschrieben worden. Sie sind nur provisorische Apparate, wie auch das ganze wimpernde Integument der Nemertinenlarven. Zwischen beiden

besteht jedoch der Unterschied, dass erstere durch allmähliche Rückbildung schwinden, indess bei Nemertinenlarven sich unter der Integumentschichte ein neues Individuum entwickelt, welches von letzterer nichts in sich aufnimmt. Indem diese äussere Schichte sich in besondere Fortsatzbildungen umgestaltet, und die Differenzirung der Nemertine erst sehr spät um den Darmcanal der Larve erfolgt, kommt eine höhere Potenzirung der Erscheinung zu Stande. Die Entwickelung der Nemertine in Pilidium liefert hiefür ein Beispiel. Die Larve (Pilidium) erscheint hier als ein bis zu gewissem Grade selbständiges Wesen, in welchem ein neues, anders geartetes entsteht, auf ganz ähnliche Weise wie in der Echinodermenlarve der Seestern sich anlegt. Aber nur der Modus der Erscheinung ist ähnlich. Im Wesen besteht die Verschiedenheit, dass bei Pilidium die ganze Darmanlage in die Nemertine übergeht.

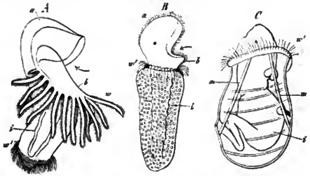
In dem Verhalten der bei Pilidium die Fortsätze des Leibes umziehenden Wimperschnur ergiebt sich eine Uebereinstimmung mit den Larven von Anneliden. Hier wie dort liegen Mund und After auf einem und demselben Felde. Dagegen kann dieses Verhalten mit der Wimperschnur der Echinodermen nicht unmittelbar zusammengestellt werden. Wie auch immer bei Echinodermenlarven (vergl. oben Fig. 31. A. B) der Verlauf der Wimperschnur sein mag, so trennt sie die Felder auf denen Mund (o) und After (a) sich öffnen von einander. Es besteht somit hier eine ganz andere primitive Anordnung. Nur bei den Bipinnarien ist etwas in Uebereinstimmung Bringbares vorhanden (Fig. 31. B). Die hier nicht in sich zurücklaufende, sondern in zwei Abschnitte zerfallende Wimperschnur trennt mit einem derselben ein vor der Mundöffnung gelegenes Feld von dem zweiten Mund wie After tragenden ab. Die erstere Wimperschnur kann jener bei Pilidium und den Chätopodenlarven verglichen werden. Dieses Feld wollen wir sammt seinem Wimpersaum als V e l u m bezeichnen. Mit den übrigen Echinodermenlarven kommen die Larven der Gephyreen überein, bei welchen ein Mund- und ein Afterfeld durch eine Wimperschnur von einander geschieden werden. Indem die zweite Wimperschnur bei Bipinnaria gleichfalls ein Mundfeld und ein Afterfeld scheidet, bildet diese Larvenform die Vermittelung zwischen den Larven der übrigen Echinodermen mit den Anneliden und Gephyreen. Für das Verhalten der Wimperschnur zu dem Larvenleibe und die an ihm befindlichen Ausmündungen ergehen sich daher d r e i G r u n d f o r m e n:

1) Mund und After liegen auf einem und demselben Felde, welches durch eine Wimperschnur von einem mundlosen Felde geschieden ist. (Pilidium, Larven vieler Chätopoden, Räderthiere.)
2) Eine Wimperschnur scheidet Mund- und Afterfeld. (Larven der Bryozoën, der Gephyreen, der Holothurien, Seeigel und Ophiuren).
3) Zwei getrennte Wimperschnüre bestehen, davon die eine ein mündungsloses Feld umsäumt, während die andere die übrige Körperoberfläche in ein Mund- und Afterfeld scheidet. (Larven der Seesterne und vieler Chätopoden).

Es erhebt sich nun die Frage, wie diese drei Grundformen unter sich in Verbindung zu bringen seien. In dieser Beziehung möchte ich mich dahin aussprechen, dass mir die zweite Form als primäre erscheint. Von ihr lässt sich das Verhalten der Wimperschnur der Bipinnaria ableiten. Die beiden Wimperschnüre der letzteren entstehen nämlich nicht sofort völlig von einander abgeschlossen, so dass jede in sich selbst zurückläuft, sondern sie legen sich so an, dass sie wie Theile einer Wimperschnur erscheinen. Sie nehmen einen ähnlichen Verlauf wie die Wimperschnur der Auricularia (Holothurienlarve). Während aber bei der letztern eine Vereinigung am Scheitelpole der Larve (wenn man sich die Stellung der Larve so denkt, dass der Mund über der Afteröffnung liegt) zu Stande kommt, bildet sich bei Bipinnaria eine Trennung. Die Wimperschnur der einen Seitenfläche geht in die der andern Seitenfläche über. So entstehen jene drei vorhin beschriebenen Felder.

Biegt die Wimperschnur am Scheitelpole der Larve auf derselben Seite um, so bilden sich nur zwei Felder, Mund- und Afterfeld. Bei den Gephyreenlarven (Fig. 32) ist diese Wimperschnur nicht etwa in dem Wimperkranze zu sehen, der den Vordertheil der Sipunculus- und Phascolosomalarven ringförmig umzieht, sondern in jenen längeren Cilien, welche die Mundlappen umsäumen. Sie ist hier wenig differenzirt, vollständiger dagegen bei den Larven (von Phoronis?), die man unter dem Namen Actinotrocha (Fig. 32. *A w'*) kennt. (Vergl. weiter unten S. 222.) Aus der Anordnung der Wimperschnur der Bipinnaria ist jene der Chätopodenlarven ableitbar. Der die undurchbrochene Kopffläche der Larve umsäumende Wimperkranz hat sein Homologon in der kürzeren Wimperschnur der Bipinnaria. Aber auch die zweite Wimperschnur der Bipinnaria ist bei Chätopodenlarven vertreten, nämlich in dem Wimperkranze, welcher den After umsäumt, und der, bei vielen wenigstens, erst einige Zeit nach der Entstehung des vordern Kranzes auftritt. Wenn man sich das von diesem Wimperkranze umzogene Afterfeld entsprechend ausgedehnt denkt, so lässt sich die Gestalt der Chätopodenlarve in jene der Bipinnaria überführen. Da diese anale Wimperschnur bei den Chätopodenlarven in der Regel eine spätere Bildung ist, die meist erst mit der Segmentirung des Leibes erscheint, so habe ich sie nicht zum Typus der Larve rechnen wollen, es ist aber möglich, dass sie dennoch dazu gehört, und mit dem Verhalten bei Bipinnaria in genetischem Zusammenhange steht. Für diese Auffassung kann auch das Bestehen eines solchen analen Wimperkranzes bei den Gephyreen aufgeführt werden, wo er sich (bei Actinotrocha) ganz wie

Fig. 32.



bei Annelidenlarven verhält (Fig. 32. *A. w'*), indess er bei Phascolosomalarven (*B. w'*), wie auch bei den Larven anderer Sipunculiden, mit der Aenderung der Lage des Afters ganz nach vorne gerückt ist.

Unter den Larvenformen der Chätopoden besteht in dem Verhalten der Wimperkränze eine nicht unbedeutende Verschiedenheit. Im Ganzen ordnen sich diese Verhältnisse dem als Typus Hervorgehobenen unter. Wir treffen in dieser Beziehung das Vorkommen des Wimpersegels als das am meisten verbreitete Verhalten. Er bleibt der ausschliessliche Bewegungsapparat bei den Larven der Aphroditeen.

Eine zweite Form entsteht durch das Auftreten des analen Wimperkranzes (Fig. 31. C), welche Form J. MÜLLER als »telotroche« bezeichnet hat. Indem mit der

Fig. 32. Larven von *Gephyreen A* Actinotrocha. *B* Larve von *Phascolosoma* und *C* von *Sipunculus*. *a* Kopflappen. *b* Unterlippe, bei Actinotrocha in bewimperte Fortsätze *w* ausgezogen. *w'* Wimperkranz. *i* Darmcanal. *m* Muskelbänder.

Gliederung des Körpers zwischen diesen beiden Wimperkränzen neue entstehen, bildet sich die »polytroche« Form. CLAPARÈDE hat aber mit Recht behauptet, dass diese intermediären Wimperkränze nicht dem Velum oder dem analen Kranze gleichgestellt werden dürfen, da sie nicht continuirlich seien, sondern nur aus einzelnen Wimperkämmen beständen. Zuweilen kommen sie sogar nur einer Körperfläche zu (gastero- und ototroche Form). Das Velum besitzt nicht immer gleiche Ausbildung. Wie bei Sipunculidenlarven, kann es auch des Wulstes entbehren, und wird nur durch Bewimperung der Kopfregion repräsentirt. In diesem Falle wird den intermediären Wimperkränzen eine wichtigere Rolle zu Theil. Endlich wird mit dem Fehlen des Wimpersegels bei gleichmässiger Bewimperung des Körpers die Anknüpfung an die einfachere Entwickelungsform der Scoleinen dargeboten. Ueber die Wimperorgane der Chätopodenlarven vergleiche man J. MÜLLER (Berliner Monatsbericht. 1851. S. 468.), M. SCHULTZE (Abhandl. der Naturf. Ges. zu Halle. 1856.) und CLAPARÈDE (Beobachtungen u. s. w. S. 84.).

Unter den Planarien besitzen fühlerartige Fortsätze am Vordertheile des Körpers die Gattungen Proceros, Thysanozoon, Stylochus u. a.

Bezüglich der Fühlerbildung unter den Chätopoden können die von dem ersten Metamer (dem sog. Kopflappen) entspringenden, von den vom zweiten (dem Mundsegmente) ausgehenden Fortsatzbildungen unterschieden werden. Die letzteren sind modificirte Cirren, die häufig in die Cirren der folgenden Metameren continuirlich übergehen. Bei den Gymnocopen (Tomopteris) sind die zu 1 oder zu 2 Paaren vorkommenden Fühlercirren durch eine lange Borste ausgezeichnet, die wie die Borsten der Parapodien anderer Chätopoden eine eigene Muskulatur besitzen. Vielleicht darf daraus die Entstehung dieser Fühlercirren aus den ersten Parapodien erschlossen werden. Während an den übrigen die Borstenbildung verloren gegangen ist, hat sie sich an den vordersten nicht blos erhalten, sondern auch bedeutend ausgebildet. Demnach würden die Fühlercirren von Tomopteris andere Gebilde sein als die gleichnamigen Anhänge anderer Chätopoden. Fühler und Fühlercirren sammt den übrigen Cirren stehen in einem sich wechselseitig ausschliessenden Verhältnisse der Ausbildung. Bei den freilebenden Chätopoden trifft man sowohl Cirren als Fühlercirren in sehr ausgeprägter Entwickelung. Besonders sind es die Fühlercirren, die häufig nicht blos an Zahl, sondern auch an Länge die eigentlichen Fühler übertreffen, die fehlenden Fühler auch functionell (als Tastorgane) ersetzen. Ansehnliche Cirren (dorsale) bestehen bei Sylliden, als sehr lange Fäden bei Cirratulus. Bei den röhrenbewohnenden Chätopoden, deren Kopftheil den mit dem umgebenden Medium zunächst in Beziehung tretenden Körperabschnitt vorstellt, sind die Cirren der Parapodien meist verkümmert oder fehlen ganz, während die Fühler in mächtige Apparate sich umwandelten. Sie bilden Büschel contractiler Fäden am Kopflappen, in einfachen oder mehrfachen Reihen (Terebellen [vergl. unten Fig. 52. t], Hermellen), oder sie sind mit der Entwickelung eines innern Gerüstes (Knorpel) in starre, auch mit secundären Aesten besetzte federbuschartige Gebilde übergegangen, die sowohl an der respiratorischen Function sich betheiligen, als auch bei Bewegung des Gesammtapparates für die Herbeischaffung der Nahrung thätig sind (Serpulaceen). Bei einem Theile ordnen sich diese Kiemenfühler auf zwei fächerförmig ausgebreitete Gruppen. Kurze, einfache Fäden, neben denen noch zwei sie überragende exquisite Fühler vorkommen, stellen sie bei Siphonostoma vor. Bei einem andern zieht sich die Basis beider am Rücken getrennter Hälften der Büschel in eine spiralig aufgerollte Leiste aus, auf welcher die einzelnen Fäden sich aufreihen (Sabella). Durch das Vorkommen von Sehwerkzeugen (bei Brachiomma) an den einzelnen Fäden der Kiemenbüschel tritt für diese Organe eine neue Beziehung auf, welche wiederum mit der Lebensweise der Thiere in Einklang steht.

Einzelne der Kiemenfäden erleiden noch andere Umwandlungen. Ein oder ein paar der Kiemententakel, die, wie bei Protula, anfänglich gleichartig sind, besitzt bei ein-

zelnen Sabellen bereits keine respiratorische Function und wandelt sich bei anderen Sabelliden in kolbenförmige Gebilde um, von denen eines mächtiger entwickelt ist als das andere, und als ein Deckel zum Verschluss der vom Thiere bewohnten Röhre verwendet wird. Bei Filigrana ist der Deckelstiel noch gefiedert, und behält so noch einen Theil seiner ursprünglichen Eigenschaften bei. Aber auch die Fiederung kann verloren gehen (Serpula), und dann durchläuft die Entwickelung des Deckels jene andern Zustände, die in den eben genannten Fällen bleibend sind. (Vergl. Fr. Müller, Für Darwin. S. 76.) An diesem durch Anpassung entstandenen Apparate wird häufig noch eine verkalkte Schichte abgeschieden, welche das freie abgeplattete Ende scheibenförmig bedeckt. In einzelnen Fällen nimmt der erweiterte Deckelstiel die Eier auf und fungirt als Bruttasche (bei Spirorbis spirillum, nach Pagenstecher, Z. Z. XII. S. 492), so dass also auch hier ein und dasselbe Organ eine Reihe der mannichfaltigsten Beziehungen eingeht, die alle von seiner ursprünglichen Bedeutung weit abliegen, und durch gegebene äussere Verhältnisse erworben sind. Die wie es scheint nur zeitweise röhrenbewohnenden Fabrizien (auch Amphigiene) zeigen endlich dieselben Gebilde als verkümmerte Anhänge die wieder auf die Stufe einfacher Tentakel zurückgetreten sind.

Für die mannichfaltigen Formzustände der Parapodien muss auf die bezüglichen Specialabschnitte verwiesen werden. Vom gänzlichen Fehlen wie bei den Lumbricinen, wo Borsten nur die Stelle der Parapodien andeuten, bis zu mächtiger und vielgestaltiger Entwickelung sind zahllose Uebergänge zu beobachten. Eigenthümlich umgestaltet erscheinen die Parapodien bei Chaetopterus (auch bei Spiochaetopterus). Wie auch sonst häufig, sind sie an den einzelnen Körperabschnitten verschieden. Während die vorderen 9 Paare durch dichte Folge und ansehnliche Länge sich auszeichnen, sind die nächsten in flügelartige Lamellen umgebildet, die durch ihre Ausstattung mit Borsten ihre Bedeutung erkennen lassen. — Unter den Tubicolen zeigen die freien Jugendzustände im Verhalten der Parapodien einen engern Anschluss an die Vagantes. Sie besitzen Bauchcirren, wie die freilebenden Chätopoden, und diese wandeln sich allmählich unter Ausdehnung in die Quere und mit Entwickelung von Hakenborsten in die Hakenwülste der Röhrenwürmer um, die deren an einer verschieden grossen Anzahl von Metameren besitzen. (Vergl. Claparède, Beobacht. S. 65.) Auch durch diesen Umstand wird daran erinnert, dass die Röhrenwürmer aus den Vagantes hervorgingen. Von letzteren sind die Gymnocopen gleichfalls abzuleiten. Die ansehnlichen zweilappigen Ruder — in welcher Form hier die Parapodien auftreten — scheinen aus verschmolzenen dorsalen und ventralen Parapodien entstanden zu sein. Das lässt sich noch aus der gegenseitigen Lage der beiden Lappen eines Parapodium erkennen. Auch tritt zu jedem Lappen ein besonderes Muskelbündel. Ganz zweifelhaft bleibt dagegen, in welcher Weise die Endhaken tragenden Fusstummeln der Onychophoren aufzufassen sind. Schon durch die entschiedene Richtung nach unten sind andere Verhältnisse gegeben, sowie auch die klauenartigen Haken sich nicht wie die Hakenborsten der Anneliden in einen Follikel des Hautmuskelschlauches fortsetzen, sondern auf einer terminalen Scheibe stehen.

Die Saugnäpfe sind Differenzirungen des Hautmuskelschlauches. In einfacherem Zustande treten sie als Sauggruben auf. Bei den Cestoden erscheinen sie am Kopfe gewöhnlich in der Vierzahl, und in grosser Mannichfaltigkeit der Form. Als zwei Gruben bei Bothryocephalen, als vier meist flache Wülste bei den Tänien, gestielt bei Anthobothryum, Echineibothrium u. a.; mehr lappenförmige Gebilde mit gekräuseltem Rande vorstellend bei Phyllobothrium. Bei den Trematoden nehmen sie die ventrale Körperfläche ein, bald am vordern Körpertheile, neben der Mundöffnung oder auch die Mundöffnung aufnehmend, bald in der Mitte des Körpers (Bauchnapf), bald am hintern Leibesende, einfach oder mehrfach vorhanden. Theilungen eines Saugnapfs durch leistenartige Vorsprünge in mehrere Felder treffen sich nicht selten (z. B. bei Tristomum). In

höherem Masse ist das bei der Saugscheibe von Aspidogaster (Fig. 53. s) der Fall. Bei einer Mehrzahl von Saugnäpfen am Hinterleibsende ist eine Anordnung derselben im Halbkreise, oder sonst eine regelmässige Vertheilung zu beobachten, wobei dann als höchste Differenzirung des Organes die Saugnäpfe von besonderen Stielen getragen sind. Der Complication der Saugnäpfe mit hakenförmigen Haftorganen ist bereits oben (S. 172) gedacht.

Innerhalb festerer Grenzen bewegt sich das Vorkommen der Saugnäpfe bei den Hirudineen. Häufig ist die Mundöffnung von einem Saugnapfe umfasst (Pontobdella, Branchellion, Piscicola etc.); stets findet sich ein solcher bedeutender entwickelt am hintern Körperende.

Im Baue stimmen die Saugnäpfe in den wesentlichsten Puncten mit einander überein. Von Trematoden und Hirudineen sind sie am genauesten untersucht. Muskelgewebe, mehr oder minder von Bindegewebe durchsetzt, bildet die Hauptmasse des Apparates. In der Anordnung der Muskulatur zeigt sich als Grundlage ein System von radiären Fasern, die von den sagittalen Fasern der Körpermuskulatur stammend, die Basis des Saugnapfes durchziehen, um gegen den Rand auszustrahlen. Bei stark entwickelten Saugnäpfen der Trematoden ist diese Radiärfaserschichte die ansehnlichste, während sie bei den Hirudineen gegen die andere zurücktritt. Eine andere Faserung wird durch Aequatorial- oder Ringfasern gebildet, die aus der am Körper verlaufenden Längsfaserschichte hervorgehen. Endlich sind noch oberflächlich gelagerte Meridionalfasern vorhanden, die vorzüglich an der concaven Fläche ausgebildet getroffen werden, und bei der Entwickelung des Saugnapfes (der Hirudineen) aus Querfasern der Körpermuskulatur, die eine mehr sich kreuzende Richtung einschlagen, hervorgehen. (Vergl. Rathke, Entw. d. Clepsinen., ferner Leuckart, Parasiten; über mannichfaltige Formzustände der Saugnäpfe siehe Van Beneden u. Hesse, Rech. sur les Bdellodes et les Trematodes marins. Mém. Acad. Belg. T. XXXIV.) — Den Anneliden gehen derartige Gebilde ab, und nur zuweilen finden sich ähnliche wohl mehr durch Anpassung als durch Vererbung entstandene Gebilde, wie z. B. am Hinterleibsende von Leucodora.

Organe der Empfindung.

Nervensystem.

§ 68.

In der allgemeinen Anordnung des Nervensystems der Würmer zeigt sich die enge Beziehung dieses Apparates zu der gesammten Organisation. Centren und peripherische Theile verhalten sich einfach, wo der Körper nicht in Metameren getheilt ist, während diese Erscheinung sich bei einer Gliederung des Körpers fast regelmässig auch für die Centralorgane des Nervensystems wiederholt. — Wie bereits oben (S. 153) dargelegt ward, bilden die Würmer durchaus keine völlig einheitliche Abtheilung des Thierreichs, die auf eine einzige Grundform ihren Ursprung zurückleiten liesse, sondern es scheint vielmehr, als ob die grössern Gruppen aus gesonderten niederen Zuständen sich hervorgebildet hätten. Diese Erwägungen sind bei Beurtheilung des Nervensystems in Betracht zu ziehen, denn es trifft sich auch bei diesem Organsysteme bei der Vergleichung der einzelnen Formzustände in den sogenannten niederen und höheren Abtheilungen eine nicht zu entfernende Schwierigkeit. Allen gemeinsam, aber damit noch keines-

wegs einen exclusiven anatomischen Charakter der Würmer begründend, ist die Lagerung der wichtigsten Centralorgane im vordern Körpertheile, meist in der Nähe des Anfangsstückes vom Darmcanal. Von diesem, den Munddarm häufig ringförmig umziehenden Centralorgane, strahlen Nervenstämme nach der Peripherie des Körpers, und zeigen je nach der grössern oder geringern Länge des Körpers eine verschiedengradige Ausdehnung.

Nach dem näheren Verhalten dieser Längsnervenstämme lassen sich zwei Hauptformen des gesammten Nervensystems unterscheiden. Diese theilen sich wieder in Untergruppen, je nachdem den Längsstämmen centrale Elemente in regelmässiger Gruppirung eingelagert sind oder nicht.

Die erste dieser Abtheilungen ist vor allem bei den *Plattwürmern* gegeben. Wir treffen hier zwei grössere durch eine Quercommissur zusammenhängende Ganglienmassen im vordern Theile des Körpers. Diese Ganglien mögen als Hirnganglien bezeichnet werden, ohne dass jedoch damit ein näheres Verhältniss zu dem als Hirn benannten Theile des Nervensystems der Wirbelthiere ausgedrückt sein soll. Diese, sowie zwei davon ausgehende Längsnervenstämme, bilden den Haupttheil des Nervensystems, von dem feinere Verzweigungen nach dem Hautmuskelschlauche sowie nach inneren Organen ausgeben. Die Längsstämme folgen den Seitenrändern des Körpers und sind je nach der Breite desselben näher an einander gelagert oder weiter aus einander gerückt. Sie scheinen auch durch einen einfachen dorsal verlaufenden Längsstamm vertreten werden zu können. Sowohl die dendrocölen Turbellarien als auch viele Trematoden zeigen diese lateralen Längsstämme nur wenig entwickelt, so dass sie von anderen, von den Hirnganglien entspringenden Nerven oft kaum unterscheidbar sind. Bei den rhabdocölen Turbellarien sind sie stärker, wenn auch nur auf kurze Strecken hin verfolgbar. Endlich sind sie bei den *Nemertinen* in der ganzen Länge des Körpers entwickelt, und stellen hier auch durch ihre Stärke von den übrigen vom Gehirne (Fig. 33. *n*) ausgehenden Nervenzweigen leicht unterscheidbare Stämme (*n'*) vor. Hier erhält auch das centrale Nervensystem eine bedeutendere Entfaltung, indem an jedem der beiden Ganglien einzelne grössere Abschnitte unterscheidbar werden, und die Ganglien zugleich durch eine doppelte Commissur verbunden sind. Diese beiden Verbindungsstränge umfassen das als Rüssel (*p*) bekannte Organ, indem der eine über-, der andere unter

Fig. 33.

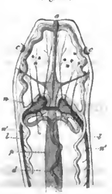


Fig. 33. Vorderkörper von *Borlasia camilla*. *a* Oeffnung des Rüssels. *p* Rüssel. *c* Seitliche Wimpergruben. *n* Obere Schlundganglien (Gehirn), in zwei seitliche Nervenstämme *n'* übergehend. *l* Seitliche Blutgefässe, die vorn bogenförmig in einander übergehen, und hinten am Gehirne je einen mittleren Ast abschicken, der sich mit dem der andern Seite zu einem dorsalen Gefässstamme, *d*, vereinigt.

demselben lagert. Dadurch kommt ein Nervenring zu Stande, der für die bei den Annulaten gegebenen Einrichtungen Anknüpfungspuncte bietet. Solche finden sich auch in dem Verhalten der Längsstämme einiger Nemertinen angedeutet. Während diese Stämme bei der Mehrzahl in ihrem Verlaufe genau dem Seitenrand des Körpers entsprechen (zwischen mittlerer Rings- und Längsfaserschichte), so rücken sie bei andern (Oerstedia) an der ventralen Fläche näher an einander, und sind zugleich bedeutend stärker, sowie an den Abgangsstellen von Nervenzweigen durch Anschwellungen ausgezeichnet. Dadurch wird für jene Bildung, die bei den Annulaten als Bauchmark bezeichnet wird, eine bedeutungsvolle Annäherung gegeben.

Was die übrigen Theile des peripherischen Nervensystems angeht, so sind ausser den zum Hautmuskelschlauche gelangenden Fädchen besonders die von den Gehirnganglien unmittelbar ausgehenden Nerven der Sinnesorgane anzuführen, die vornehmlich bei den Nemertinen deutlich sind. Auch zu den Eingeweiden verlaufende Nerven sind beobachtet.

Bezüglich der histiologischen Elemente des Nervensystems der Würmer sind zwar die beiden Hauptformen, Ganglienzellen und Fasern, gleichfalls nachgewiesen, jedoch mehr für die höheren Abtheilungen, wie die Anneliden, als für die niederen Formen. Besonders sind es die Plattwürmer, bei denen eine Differenzirung der Elementartheile wenig deutlich ist. Daher sind es mehr die äusseren Gestaltsverhältnisse der Theile des Nervensystems, als die Textur derselben, wodurch wir zur Unterscheidung peripherischer und centraler Abschnitte angewiesen werden.

Für die *Cestoden* ist das Vorkommen eines Nervensystems noch zweifelhaft. Nachdem bereits J. Müller (A. A. Ph. 1836. S. CVI.) im Kopftheil von Tetrarhynchus attenuatus eine »kleine platte Anschwellung«, von welcher Fäden zu den Rüsseln gingen, als wahrscheinliches Nervensystem beschrieben hatte, wurde von G. Wagener (Entw. d. Cestoden) für T. grassus u. megacephalus ein ähnliches Gebilde als Nervencentrum gedeutet. Es stellt ein Ganglion vor, welches sowohl nach vorne als nach hinten einzelne Fäden absendet. Von dem viereckigen Ganglienknoten gehen die vorderen Nervenfädchen zur Stirne ab, die hinteren treten nach etwas längerem Verlaufe an die Scheiden der vier Hakenrüssel. Eigenthümlich ist das Verhalten bei T. megacephalus, wo die Fäden zu den vier Rüsselscheiden von einer Ecke des Knotens, die zur Muskelhaut des Körpers von den andern Ecken abtreten.

Spätere Untersucher haben das Vorkommen dieser Gebilde (wenigstens bei Taenia) nicht bestätigen können. Dagegen werden von Van Beneden, gleichfalls für Tetrarhynchus megacephalus kleine Ganglien, je eines an jedem Bulbus der vier Rüsselscheiden beschrieben. Von jedem erstreckt sich eine Commissur zu einem grösseren weiter gelegenen Ganglienpaare. (Mémoire. S. 228.)

Das Nervensystem der *Trematoden* ist von Bojanus, Mehlis und vielen Andern bei einer grossen Zahl von Gattungen nachgewiesen worden. Unter den Neueren hat sich besonders v. Siebold darum verdient gemacht. Wir kennen dies Organsystem von vielen *Distomeen*, von Amphistomum, Tristomum (durch Kölliker, Bericht von der zoot. Anst. zu Würzb. 1849. S. 26 u. 54.), Polystomum (durch Van Beneden) und auch von Dactylogyrus (durch Wagener). Von Leuckart (Parasiten I. S. 464) ist es bei Dist. lanceolatum und hepaticum genau beschrieben. Auch wurden Zweige zu den Saugnäpfen verfolgt, deren einer am Bauchsaugnapf von D. lanceolatum ein kleines Ganglion bildet.

Für die kleineren *Turbellarien* (Rhabdocoela) ist das centrale Nervensystem bei einer nicht geringen Anzahl durch M. Schultze bekannt geworden. Hinsichtlich des Nervensystems der *Planarien* wie der *Nemertinen* vergl. Quatrefages (l. c.). Die sehr

ausgeprägte Gehirnganglienmesse der Nemertinen verhält sich in ihren Beziehungen zum Seitennervenstrang verschieden. Jede Hälfte zerfällt in einen vordern und einen hintern Abschnitt, beide durch eine Furche getrennt. Bei den Nemertinen, deren Rüssel im Grunde ein Stilet besitzt (N. eneple), enden die verderen Ganglien vorn abgerundet, din dorsale Commissur liegt zwischen den oberen Flächen dieser Ganglien, und der Seitennervenstrang erscheint als eine Fortsetzung der hintern Genglien. Hierher gehören Tetrastemma, Polia u. a. Bei der andern Gruppe, deren Rüssel des Stilets entbehrt (N. anopla), findet sich die dorsale Cemmissur zwischen den nach vern verlängerten Enden der vorderen Ganglien. Der Seitennervenstrang entsteht aus dem vordern Abschnitte der hinteren Ganglien, deren Hintertheil abgerundet ist. Hieher zählen Borlasia, Nemertes u. a. (M. Schultze, Z. Z. IV. S. 183.) — Die für die Wimpergruben abgehenden Nerven entspringen ven sehr verschiedenen Theilen des Gehirns. Beld am vordern Rande der verdern Portion (Polia humilis), bald seitlich (Nemertes), oder am Hinterrande (Cerebratulus). Endlich können sie sogar vou den Seitensträngen abgegeben werden (P. bembix). Sehr weit aus einender gerückt sind die Gehirnganglien bei Valencinia.

Ein bemerkenswerthes Verhaltniss ist von Claparède an den Seitennerven von Prosorochmus (Pr. Clasp.) beobachtet werden, indem hier bei Embryonen dieser Gattung das Ende jedes Seitenstranges in ein ganglienartiges Gebilde anschwillt, von welchem später nichts mehr wahrgenemmen werden kennte (Beobacht. S. 23). — An das Nervensystem der Plettwürmer scheint auch das von *Balanoglossus* sich anzureihen, wenn ein von Kewalewsky im sogenannten Rüssel beobachtetes Knötchen als Centralorgan engesehen werden darf.

§ 69.

Das bei den Plattwürmern bestehende Verhalten des Nervencentrums wiederholt sich noch bei einigen andern niedern Abtheilungen. Indem diese aus ihrer übrigen Organisation als ziemlich weit von einander entfernt stehend beurtheilt werden müssen, kommen wir zu der Folgerung, dass in der dorsalen Ganglienmasse eine Urform des Nervensystems im Allgemeinen vorhanden sei.

Am nächsten den Plattwürmern stehen bezüglich des Nervensystems die *Räderthiere*. Als Centralorgan erscheint eine dem Schlund aufliegende, aber ihn niemals umgreifende Ganglienmasse, die zuweilen deutlich in zwei seitliche Hälften getrennt ist. Von diesem Gehirn entspringen unmittelbar die peripherischen Nerven. Da diese nicht in Längsstämme gruppirt sind, so besteht hier die einfachste Form, die jener der Turbellarien am meisten vergleichbar ist.

Hieran kann man das Nervensystem bei den *Bryozoën* reihen, indem wie bei den Rotatorien nur eine einzige Centralmasse vorkommt. Diese liegt als ein einfacher Ganglienknoten zwischen Mund und Analöffnung und sendet ausser starken Aesten an die Tentakel noch zwei Nerven um den Oesophagus, die also einen Schlundring zu Stande bringen. Doch wird dieses letzte Verhalten nicht allgemein angenommen. Ausser diesem jedem Individuum zukommenden Nervensysteme ist noch ein dem Stocke zukommendes Nervensystem erkannt worden. Dieses Colonialnervensystem bildet bei verzweigten Bryozoënstöcken am Ursprunge jedes Zweiges ein Ganglion, von dem aus ein Nervenstämmchen den Zweig durchsetzt, und am Zweigende für die Ganglien neuer Stengel-

glieder sich in Aeste spaltet. Ein den Nervenstamm begleitender Plexus verbindet letzteren mit den an der Basis der Einzelthiere liegenden Ganglien, und von diesen setzt sich ein Nerv ins Einzelthier fort.

Endlich gehört hieher das Nervensystem der *Tunicaten*, unter denen wir bei den Ascidien wiederum einen Nervenknoten zwischen Eingangs- und Auswurfsöffnung gelagert finden. Ein Paar zarter Nervenstämmchen umfasst schleifenförmig die Eingangsöffnung wie eine Schlundringcommissur. Bei den schwimmenden Tunicaten liegt das Nervencentrum, durch nicht unbeträchtliche Grösse ausgezeichnet, auf dem Rücken des Körpers entfernt von der Eingangsöffnung. Es lässt sich von jenem der Ascidien ableiten, sobald wir die geänderte Körperform mit in Betracht ziehen. Denken wir uns den bei Ascidien zwischen Eingangs- und Auswurfsöffnung liegenden Raum so vergrössert, dass beide Oeffnungen die Enden des nunmehr cylindrischen Körpers einnehmen, so wird das Ganglion eine ähnliche Lage erhalten, wie bei den Salpen. Die peripherischen Nerven strahlen in symmetrischer Anordnung vom Centralorgane aus, und finden ihre Verbreitung im Mantel wie in den Muskelreifen. —

Durch die bei Ascidien beobachtete Entwickelung des Nervencentrums scheint sich diese Einrichtung von der der übrigen Wirbellosen in auffallender Weise zu entfernen, so dass eigentlich nur der im vollendeten Organe ausgedrückte Zustand eine Zusammenstellung mit den oben aufgeführten Abtheilungen der Würmer begründen lässt.

Bezüglich des Nervensystems der *Bryozoën* ist noch keine Uebereinstimmung der Angaben erzielt worden. Während VAN BENEDEN die Existenz eines vollständigen Schlundringes (bei Alcyonella) vertritt, wird ein solcher von ALLMAN in Abrede gestellt. DUMORTIER giebt dagegen für alle *Bryozoën* auch noch ein unteres Schlundganglion an, dessen Vorhandensein jedoch wenig wahrscheinlich ist. — Bemerkenswerth ist noch, dass bei Vorhandensein eines Lophophors (seitlicher, den Mund umgebender Lappen, auf denen die Tentakeln stehen) die zu den Tentakeln gehenden Nerven eine Strecke weit in zwei starken Stämmen vereinigt sind. — Das von FR. MÜLLER entdeckte Colonialnervensystem (bei Serialaria und anderen aus der Abtheilung der Ctenostomata) erklärt Bewegungen, die an den grössere Abschnitte des Stockes besetzenden Thieren gleichzeitig auftreten und als Aeusserungen einer gemeinsamen Willenserregung erscheinen. (Arch. Nat. XXVI. S. 311.)

Die bei Ascidien beobachtete Anlage des Nervensystems geschieht an der Oberfläche des Embryo. Nachdem bereits die durch Einstülpung entstandene primitive Darmhöhle gebildet ist, entstehen zwei Wülste, welche mit ihren freien Rändern gegen einander wachsen und allmählich einen vorne sich öffnenden Canal umschliessen, der über der Darmhöhle verläuft. Später verschwindet die Ausmündung dieses »Medullarrohrs«; dasselbe verkürzt sich und stellt eine allseitig geschlossene Blase vor, aus deren hinterem Abschnitte das Nervenganglion sammt Sinnesorganen hervorgeht. (Vergl. KOWALEWSKY, Mém. Acad. imp. de St. Petersbourg. X. No. 15.) Diese Entstehungsweise schliesst sich im Wesentlichen an die von den Wirbelthieren bekannten Thatsachen so enge an, dass daraus die Annahme einer nähern Verwandtschaft als die bisher zugegebene kaum abzuweisen sein dürfte.

Indem einzelne der Nerven bei den *Tunicaten* die Athemöffnung umziehen und auf der ventralen Fläche anastomosiren, kommt gleichfalls eine Art von Schlundringbildung zu Stande. So wird es für manche Ascidien angegeben. Zu beachten ist aber, dass

dieses Verhältniss ein ganz anderes als bei den Mollusken ist, da dem ventralen Stücke eingelagerte Ganglienelemente fehlen. Bei Pyrosoma besitzt das Ganglion dieselbe Lagerung wie bei den übrigen Ascidien, dagegen findet es sich bei Appendicularia, sehr abweichend, an der der Aftermündung entgegengesetzten Körperfläche. Es sendet ein Nervenband um die Eingangsöffnung. Auch der Ruderschwanz dieser Thiere ist mit einem Nerven ausgestattet, der nach Huxley von Stelle zu Stelle eine Anschwellung zeigt, von der feine Fädchen ausstrahlen. Nach Kowalewsky soll ein paariger in Ganglien anschwellender Nerv längs des Axencylinders verlaufen.

§ 70.

In eigenthümlicher, von den anderen Formen ziemlich abweichender Weise hat sich das Nervensystem der *Nematelminthen* differenzirt, und darin wird nicht wenig die isolirtere Stellung dieser Abtheilungen veranschaulicht. Wie es lange Zeit währte bis nur die Frage, ob den Rundwürmern, speciell den Nematoden, ein Nervensystem zukomme, bejaht werden konnte, so ist auch gegenwärtig noch Vieles unbestimmt, und wir kennen wenig mehr als einige Umrisse. Doch diese genügen schon, um die bezüglichen Einrichtungen als ganz eigenthümliche zu erkennen. Es besteht hier zwar gleichfalls ein dem Schlunde angelagertes, ja ihn sogar ringförmig umfassendes Centralorgan, von dem sowohl nach vorne als nach hinten Nerven ausstrahlen, allein dieser Schlundring ist nicht der einzige centrale Apparat, und die in ihm lagernden Ganglienzellen zeigen sich in einer Gruppirung, die der von den anderen Würmern verschiedenen Vertheilung der peripherischen Nerven entspricht. Die letzteren gehen vom Schlundringe sowohl nach vorne als nach hinten ab, und zwar sind erstere als sechs Faserzüge unterscheidbar. Zwei verlaufen in der Mitte der Seitenfelder und vier in der Richtung der secundären Medianlinien. Sowohl am Ursprunge als im Verlaufe der letzteren liegen Ganglienzellen. Die nach hinten verlaufenden Nerven bestehen aus einem dorsalen und einem ventralen Nerven, die beide den entsprechenden Medianlinien entlang verlaufen. An ihren Ursprungsstellen zeigt der Schlundring Ganglienzellen. Ausserdem gehen noch vom ventralen Theile des Schlundringes zwei nach hinten convergirende Stränge ab, die sich an einer Ganglienzellenmasse (G. cephalicum Schneider's) vereinigen. Der Verlauf der Mediannerven zieht sich durch die Länge des Körpers. Beide schicken Fasern in die Matrix des Integumentes.

Es ist ersichtlich, dass diese Anordnung zwar im Allgemeinen von den andern einfachen Formzuständen des Nervensystems der Würmer eine Modification darbietet, die aber so eigenthümlich ist, dass es gerechtfertigt sein muss, jede speciellere Vergleichung zu unterdrücken. Nicht minder isolirt steht das Nervensystem der *Chätognathen* in seinem Verhältniss zu dem der Nematoden, doch bieten sich hier schon bestimmtere Beziehungen zu den Anneliden dar. Zwei im Kopfe liegende Ganglien (Gehirnganglien) senden sowohl nach vorne Nervenstämmchen ab, als auch nach der Seite einen langen Verbindungsstrang zu einem weit nach hinten liegenden ventralen Nervenknoten (Bauchganglion), von welchem zwei an den Seiten des Körpers nach hinten verlaufende Nervenstämmchen entspringen.

Das Nervensystem der *Nematoden* ist erst durch die Untersuchungen SCHNEIDER'S (A. A. Ph. 1863. S. 1.) näher bekannt geworden, nachdem bis dahin zwar nicht wenige Untersuchungen, aber viele irrthümliche Angaben vorgelegen hatten. In vielen Puncten stimmt mit SCHNEIDER LEUCKART (Parasiten II. S. 25.) überein. Derselbe hebt im Schlundringe (von Ascaris lumbr.) ausser den Seitenganglien noch ein Bauchganglion hervor, das vielleicht mit dem von SCHNEIDER als G. cephalicum beschriebenen Theile zusammenfällt. Dem Schlundringe ist ausser den Nervenfasern und den im Ganzen spärlichen Ganglienzellen noch eine faserige, auch zwischen erstere Theile sich fortsetzende Scheide eigenthümlich, welche zugleich den Schlundring befestigt. An den Seitenfeldern und den Medianlinien verwachst sie mit diesen Theilen, und das gleiche findet auch da statt, wo secundäre Medianlinien sich finden. — Auch hinsichtlich der Vertheilung der Nerven müssen wir auf den SCHNEIDER'schen Untersuchungen fussen. Die vordern Nerven versorgen die um den Mund gelagerten Papillen. Vom dorsalen und ventralen Nerven entspringen gleichfalls zum Integumente verlaufende, und zwar in der Matrix desselben eingebettete Fasern (Ascaris), von denen einzelne zu Papillen verfolgt wurden.

Bemerkenswerth ist die Verbindung der Muskulatur mit dem Nervensystem. Sie findet nach SCHNEIDER nicht wie sonst durch Vertheilung von Nerven an die Muskeln statt, sondern durch Fortsätze der Muskelfasern an die Nerven. Die von den Muskelfasern zu den beiden Medianlinien verlaufenden Querfasern (vergl. oben Fig. 80. *A p'*) verbinden sich mit den Mediannerven. Am vordern Körpertheile verbinden sie sich unmittelbar mit dem Schlundringe. »Von der Kopfspitze an bis hinter dem Nervenringe« »vereinigen sich die Querfortsätze jedes Muskelfeldes zu einem Bündel, welches unmittelbar zu dem Centralring tritt«, und mit seiner Scheide verschmilzt. Wenn in diesen Verbindungen eine Vereinigung von Muskel und Nerv zu suchen ist, so kann nach meinem Dafürhalten die Sache auch auf andere Weise gedeutet werden. Ist der durch den Nerv zu erregende Theil der Muskelfaser, wie nicht anders anzunehmen, nur in dem contractilen Abschnitte der Muskelfaser zu suchen, so muss der zwischen diesem und dem Nervenstrang liegende Abschnitt, also hier der sogenannte Fortsatz der Muskelfaser nothwendig einen leitenden Apparat vorstellen, denn ein drittes ist unbedingt auszuschliessen. Da nun jene Querfasern oder Querfortsätze der Muskelfasern nur in einzelnen Fällen (vergl. oben S. 179) entschieden den Bau des contractilen Abschnittes der Muskelfaser besitzen, in den meisten Fällen jedoch entweder homogen oder indifferent fibrillär erscheinen, so erhebt sich die Frage, ob nicht in ihnen der leitende Apparat zu suchen wäre, und ob sie damit nicht doch dem Nervensystem sich anschliessen könnten. Jedenfalls werden auch hierüber noch weitere Untersuchungen erforderlich sein, bevor ein befriedigender Abschluss sich ergeben dürfte. (Vergl. über das Nervensystem der Nematoden auch LEYDIG, A. A. Ph. 1861., sowie dessen Vergl. Anat. I. S. 119.)

Durch die Vertheilung der Centraltheile in eine dorsale und ventrale Ganglienmasse schliesst sich das Nervensystem der *Chätognathen* an die höheren Würmer an. Das von KROHN zuerst genau beobachtete Bauchganglion entspricht dem Bauchmarke der Annulaten. Die Centralisirung erklärt sich aus der mangelnden Metamerenbildung. An die Nematoden ist mir kein Anschluss erkennbar. Will man auch in dem grossen Bauchganglion von Sagitta das weiter gebildete ventrale Ganglion des Schlundringes der Nematoden (oder das G. cephalicum SCHNEIDER'S) sehen, so bleibt alles weitere Vergleichen dabei stehen, denn den Sagitten fehlt der dorsale wie der ventrale Mediannerv, statt deren zwei Seitennerven vom Bauchganglion entspringen. Bei sonstigem Gemeinsamen wird also die Verbindung der Chaetognathi mit den Nematoden sehr weit zurück liegen, und die beiderseitigen Urahnen mögen in Formen zu suchen sein, die ebenso den Annulatentypus aus sich hervorgehen liessen.

§ 71.

Das Nervensystem der *Gephyreen* entfernt sich von dem der Plattwürmer durch den vorhandenen Schlundring, der mit einem ventralen Längsstamme in Verbindung steht. Letzterer nähert sich dem »Bauchmarke« der übrigen Annulaten, ist aber von diesem dadurch nicht unwesentlich verschieden, dass er einen einzigen Strang bildet, der eine Verschmelzung aus zwei gesonderten Strängen nicht erkennen lässt. Er liegt meist im Innern der Leibeshöhle, soll aber bei einzelnen auch ausserhalb der Muskelschichte dicht unter dem Integumente vorkommen (Priapulus). Der Schlundring steht mit einer dorsalen Ganglienanschwellung in Verbindung, welche dem »Hirn« der übrigen Würmer homolog ist. Dieses bei Sipunculus und Sternaspis vorhandene Ganglion fehlt bei Priapulus und Bonellia. Dem Bauchstrange fehlen in der Regel gleichfalls Anhäufungen der Ganglienzellen zu besondern, einer Metamerenbildung entsprechenden Anschwellungen, nur bei Echiurus sind solche allerdings schwach ausgebildet vorhanden, und am Ende des Bauchstrangs ist in anderen Fällen (Sipunculus, Sternaspis) eine terminale, feine Fädchen aussendende Verdickung beobachtet worden.

Der Bauchstrang sendet nach beiden Seiten zahlreiche, häufig unregelmässig entspringende Fädchen als peripherische Nerven. Vom Schlundringe begeben sich solche auch auf den Darmcanal.

Bezüglich des Nervensystems der *Acanthocephalen* fehlt uns nähere Kenntniss. Ein kleines am Grunde der Rüsselscheide gelagertes »Ganglion« sendet nach verschiedenen Seiten Aeste ab, bedarf aber noch genauerer Untersuchung.

Ob dieser in mehrfacher Beziehung von dem Nervensystem der übrigen Würmer abweichende Apparat vom Nervensystem der Anneliden abgeleitet werden kann, ist noch nicht entschieden. Doch ist es sehr wahrscheinlich, dass für beide ein, wenn auch weit entfernter, gemeinsamer Ausgangspunct existirt. Der Bauchstrang der Gephyreen würde dann aus einer primitiven Verschmelzung der bei den Anneliden getrennten Stränge entstanden sein. Für die Beurtheilung dieser Verhältnisse ist das Vorkommen von Ganglien bei Echiurus (nach Quatrefages) von grossem Belang, indem dadurch eine Verbindung mit einer Bauchganglienkette erkannt werden kann. Da aber auch hier keine Duplicität des Strangs mehr besteht, und auch zwischen den Ganglien viele Nervenfädchen hervorgehen, so ist auch bereits bei Echiurus eine weitere Entfernung vom Annelidentypus zu Stande gekommen. Es besteht nur noch eine Andeutung ursprünglicher Verwandtschaft, die bei anderen Gephyreen vollkommen verwischt ist. Damit würde sich die ganze Abtheilung als ein Seitenzweig der Ringelwürmer erweisen, der mit Aufgeben der Metamerenbildung eigenthümliche Rückbildungen eingeht.

Am Hirnganglion ist die Entstehung aus zwei mit einander verschmolzenen Ganglien bei den Sipunculiden zuweilen noch angedeutet. Eigenthümlich ist bei Sipunculus ein von den Hirnganglien ausgehender Besatz mit kurzen in einer Querreihe stehenden Anhängen. — Der Schlundring zeichnet sich häufig durch die Länge seiner Commissuren aus, und liefert damit ansehnliche Modificationen. Am extremsten ist eine solche bei Bonellia gegeben, wo nach Lacaze-Duthiers die zwei vom Bauchstrange aus um den Schlund verlaufenden Nervenstränge, sich nicht über dem ersten vereinigen, sondern in den mächtigen Rüssel eintreten. Hier verlaufen sie bis zu dessen Ende, von zwei Blutgefässstämmen begleitet, und biegen in die beiden hornförmig gekrümmten Lappen des-

selben ein, um an deren Vorderrande in einander übergehend den Schlundring zum Abschluss zu bringen. Auf ihrem Verlaufe am Vorderrande der beiden »Hörner« des Rüssels senden sie kurze aber dichtstehende Fädchen zum Integument. In einem andern Extreme, nämlich durch bedeutende Enge ausgezeichnet, erscheint der Schlundring bei Priapulus und Halicryptus.

Der Bauchstrang besitzt eine bedeutende bindegewebige Umhüllung, in welcher wie bei den Annulaten contractile Elemente nachgewiesen sind (LEYDIG). Dieses Neurilemma, welches auch auf die seitlichen Aeste sich fortsetzt, erscheint in zwei Platten geschieden. Die eine liegt dem Nervenstrange unmittelbar an, die andere bildet eine davon abstehende secundäre Umhüllung, so dass zwischen beiden ein Raum besteht, in welchem Zellen zu liegen scheinen. KROHN (der das Nervensystem der Gephyreen an Sipunculus nudus zuerst einer genauern Untersuchung unterzog, A. A. Ph. 1839. S. 348), erklärt diese äussere Scheide für ein Blutgefäss, welcher Deutung von KEFERSTEIN und EHLERS (Zool. Beitr. S. 48) nicht beigepflichtet wird. Auch von LEYDIG (Vergl. Anat. I. S. 78) werden Bedenken hiegegen erhoben. Zu beachten bleibt aber immerhin, dass in der von KROHN angegebenen Beziehung ein an die von LEYDIG bei Hirudineen in grösserem Umfange erkannte Einbettung des Bauchstrangs in ein Blutgefäss sich anschliessendes Verhalten besteht. — Die vom Bauchstrange abgehenden Nerven treten entweder gleichmässig nach rechts und links (wie bei Sipunculus), oder sie alterniren (Phaseolosoma). Bei ersterer Gattung verlaufen diese Nerven mit den Ringmuskeln, und schliessen sich dorsal gleichfalls in Ringe ab. (KEFERSTEIN, Z. Z. XV. S. 440.)

§ 72.

Aus dem Nervensysteme der Plattwürmer kann das der *Annulaten* abgeleitet werden. Wie dort bereits Annäherungen der beiden Hauptstämme gegen die ventrale Medianlinie stattfanden, so ist auch bei den Ringelwürmern dieses Verhältniss, jedoch viel weiter entwickelt zu treffen. Die ventrale Näherung der beiden Längsnervenstämme ist in verschiedenem Grade ausgebildet, und durch die von der Metamerenbildung beherrschte Einlagerung von Ganglienzellen in bestimmten Abschnitten ist dieser ganze Apparat zur Bedeutung eines Centralorgans emporgestiegen. Ausser den oberen Schlundganglien haben wir also hier noch eine Reihe in den Verlauf der ventralen Längsstämme eingebetteter Ganglien, die auch durch Quercommissuren mit einander verbunden sind, als Centraltheile des Nervensystems anzusehen. Man bezeichnet diese stets unter dem Darmcanale verlaufende Folge von Ganglien als »Bauchganglienkette«, oder auch mit einem, freilich von aller morphologischen Beziehung abzulösenden Namen, als »Bauchmark«. Der aus den Hirnganglien oder nunmehr oberen Schlundganglien hervorgehende Theil der primitiven Nervenstränge wird zu einer Commissur zwischen ersteren und der ventralen Ganglienkette. Die Ausbildung der einzelnen Abschnitte hinsichtlich des relativen Volums ist immer mit jener derjenigen Organe verbunden, die von Nerven versorgt werden. Die grösste Mannichfaltigkeit bieten in dieser Hinsicht die Hirnganglien dar. Je nachdem ein entwickelter Apparat von Tastwerkzeugen oder anderen, Sinneswahrnehmungen dienenden Organen vorhanden oder nur gering entfaltet ist, oder gänzlich mangelt, zeigen sich auch die bezüglichen Ganglien als Ursprungsstätten jener Nerven auf verschiedenen Stufen der Ausbildung oder der Verkümmerung. Aehnliches gilt auch von den Ganglien der Bauchkette. Doch

ist bei den Ringelwürmern entsprechend der meist nur geringen Heteronomie der Metameren eine mehr gleichartige Beschaffenheit der ganzen Ganglienreihe eine vorwaltende Erscheinung.

Noch in grosser Nähe an dem der Plattwürmer findet sich das Nervensystem der *Onychophoren*. Ein sehr entwickeltes eng verbundenes Paar oberer Schlundganglien schickt um den Mund herum seitliche Nervenstränge nach unten. Unterhalb des Schlundes sind sie einander genähert, treten aber alsdann als breitere Bänder eine Strecke weit divergirend an der Ventralfläche nach hinten, um den grössten Theil ihres Weges bis zum Hinterleibsende weit von einander getrennt zu verlaufen. Eine Vereinigung dieser Nervenstränge findet am Ende statt. Auch sind sie in der ganzen Länge durch zahlreiche feine Quercommissuren, von denen die vordersten die deutlichsten sind, unter einander im Zusammenhang. Obgleich Anschwellungen der Bauchstränge, die eine regelmässige Ganglienbildung vorstellen könnten, vollständig fehlen, so besteht doch eine Einlagerung von Ganglienzellen, die nur eine mehr gleichmässige zu sein scheint. Damit entspricht dieses Verhalten einem geringen Differenzirungszustande, wie er auch durch andere Organe angedeutet ist.

Fig. 34.



Die bei Peripatus vorhandenen Querverbindungen der beiden Längsstränge der Bauchganglienkette werden für die Hirudineen wie Anneliden zu einem beständigen Charakter. Unter den *Hirudineen* macht nur Malacobdella eine Ausnahme, indem hier jedes der beiden Schlundganglien (Fig. 34. *a*) einen lateral verlaufenden Nervenstamm entspringen lässt, der nur am Körperende mit dem anderseitigen durch eine Quercommissur sich verbindet. Da die Schlundganglien durch eine einzige Commissur unter sich in Verbindung stehen, so wird damit ein an die Trematoden erinnernder Zustand ausgedrückt, indess durch Einlagerung regelmässiger Ganglien (*b*, *b'*) in die Seitenstränge der Anschluss an die übrigen Ringelwürmer bedingt wird. Andere Hirudineen scheinen nur in Jugendzuständen durch Entfernung der Längsstränge des Bauchmarks ausgezeichnet zu sein. Später lagern die Längsstränge sehr nahe an einander, so dass sie nur einen einzigen Strang vorstellen. Noch mehr genähert erscheinen diese Längscommissuren bei den *Lumbricinen*, und unter den *Chätopoden* bei den Nereiden, Amphinomiden und Euniceen, doch ist in allen diesen Fällen keine wirkliche Verschmelzung, sondern nur eine nahe Aneinanderlagerung gegeben, die durch das beide Nervenstränge umhüllende Neurilemma noch inniger scheint.

Bei den tubicolen Anneliden ist die primitive Trennung der ganglientragenden Längsstämme wieder aufgetreten. Besonders bei den Serpulen

Fig. 34. Nervensystem von *Malacobdella grossa*. *a* Schlundganglien. *b* Erstes Ganglion der lateralen Nervenstämme, äquivalent dem unteren Schlundganglion der übrigen Würmer. *b'* Folgende Ganglien.

sind die Seitentheile der Ganglienkette vorne weit auseinandergerückt (vergl. Fig. 35). Mehr genähert sind die Stränge bei den Sabellen, ebenso bei den Hermellen, wo sogar der vordere Abschnitt des Bauchmarks viel kürzere Quercommissuren besitzt als der hintere. Daran schliessen sich endlich die Terebellen, bei denen nur am hintern Abschnitt noch Quercommissuren zwischen den Ganglien deutlich sind, indess der vordere die beiderseitigen Ganglien fast verschmolzen zeigt.

Bezüglich der Ganglien ist die Annäherung und die grössere Entwickelung der oberen Schlund- oder Hirnganglien im Gegensatze zu den niederen Würmern hervorzuheben. Sehr selten ist eine völlige Verschmelzung beider Hälften in einen einfachen Knoten. Das ist (wie z. B. bei Enchytraeus) als eine Rückbildung anzusehen. Ein Zerfallen in einzelne lappenförmige Abschnitte, bei den Nemertinen bereits, wenn auch in einfacher Weise, angedeutet, ist in mannichfaltiger Gestaltung geboten. Häufig erscheinen diese Lappen als kugelige Vorragungen, zuweilen fast wie gestielt. So bei verschiedenen Hirudineen, auch bei den Lumbricinen. Doch ist bei diesen die obere Schlundganglienmasse im Vergleiche zu jener der Chätopoden nur wenig entwickelt. Von den letzteren zeigen die Nereiden, Aphroditeen u. a. ansehnliche Hirnganglien (Fig. 36. *a*).

Was die **Ganglien des Bauchstranges** betrifft, so sind die vordersten meist von den hinteren verschieden, und es macht sich dadurch bereits eine heteronome Differenzirung bemerkbar. Bei den Hirudineen ist das erste Ganglion des Bauchstranges meist sehr ansehnlich, immer die übrigen an Grösse übertreffend. Dadurch, sowie durch einen engern Anschluss an die oberen Schlundganglien ist man versucht gewesen, es mit diesen zusammen als den Haupttheil des centralen Nervensystems anzusehen. Leydig unterscheidet es so als untere Hirnportion. Morphologisch entspricht es ohne Zweifel einer grösseren Anzahl einzelner Ganglien, wie

Fig. 35.

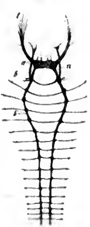


Fig. 36.

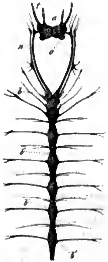


Fig. 35. Nervensystem von *Serpula contortuplicata*. *a* Obere Schlundganglien. *b* Untere Schlundganglien. *b'* Bauchstrang. *n* Nerven für Mundtheile. *t* Antennennerven.

Fig. 36. Nervensystem von *Nereis regia*. *o* Augen, dem oberen Schlundganglion aufsitzend; die übrige Bezeichnung wie in Fig. 35. (Nach Quatrefages.)

theilweise aus den es zusammensetzenden Lappen, theilweise aus den von ihm hervorkommenden Nervenästen zu ersehen ist. Dieses erste Ganglion muss also aus mehreren zusammengerückten entstanden sein. Bei Clepsine scheinen hier vier primitive Ganglien sich verbunden zu haben. Ein ähnliches Verhalten kehrt wieder am Ende des Bauchstranges der Hirudineen, wo das dort vorhandene grössere Ganglion bestimmt durch Verschmelzung mehrerer (bis sieben) primitiven Ganglien hervorgegangen ist. Aus der Entwickelung empfängt dieses Verhalten seine vollkommene Erklärung, indem durch RATHKE nachgewiesen ist, dass in die Bildung des Saugnapfes sieben Metameren eingehen. Die für diese am Primitivstreifen angelegten Ganglien, von den nächst vorderen in keiner besonderen Weise verschieden, bleiben bei einander liegen, indess die vorderen, mit Ausbildung der Längscommissuren, sich von einander entfernen. So tritt für die hinteren eine scheinbare Verschmelzung ein, während das wahre Verhältniss doch nur ein Stehenbleiben auf embryonaler Stufe repräsentirt. Diese Erscheinung des Näheraneinanderrückens (durch Verkürzung der Längscommissuren) einzelner Ganglien findet sich auch bei den Lumbricinen, doch ist hier oft die Selbständigkeit der Theile an den einzelnen Quercommissuren noch deutlich erkennbar. Unter den Chätopoden liefern die Hermellen ein Beispiel, indem hier die ersten sieben Ganglien jederseits unmittelbar an einander gerückt sind. Dabei zeigt sich vom zweiten an eine immer engere Verbindung zwischen je zweien, so dass man je nach der Art der Auffassung, alle sieben als eines oder als vier betrachten könnte. Die Quercommissuren, wie die abgehenden Nervenstämme, weisen jedoch das Urtheil auf einen andern Weg.

Die Ausdehnung der Längscommissuren wie die Zahl der Ganglien hängt von der Metamerenbildung ab. Sehr dicht stehen sie bei den schmalgeringelten Lumbricinen, so dass der ganze Bauchstrang eine dichte Folge von Anschwellungen und Verengerungen darbietet. Noch mehr sind die Ganglien bei Clymene und bei Cirratulus an einander gerückt, gleichfalls im Einklange mit dem Verhalten der Metameren. Was die peripherischen Nerven angeht, so entspringen von den Gehirnganglien vorzüglich die Nerven der höheren Sinnesorgane, und sind je nach der Ausbildung der letzteren in verschiedenem Maasstabe entwickelt. Vor allem sind die Fühlernerven sowie jene der Sehorgane hervorzuheben. — Die von der Bauchkette entspringenden Nerven treten in der Regel von den Ganglienanschwellungen ab; doch findet sich bei manchen Abtheilungen ein, jedoch nur scheinbarer Ursprung von den Längscommissuren, indem der Nerv immer auf das nächst vorliegende Ganglion zurückgeleitet werden kann. Solche Verhältnisse kommen vor bei Lumbricinen, bei *Siphonostomen*, bei Aphrodite, sowie bei *Nereiden* u. a. Sehr häufig bilden die seitlichen Aeste des Bauchmarks kleine, meist an der Basis der Parapodien gelagerte Ganglien, von denen aus feinere Nervenverzweigungen ihren Ursprung nehmen (z. B. bei Nereiden). Diese Ganglien zeigen sich nicht selten durch feine Fädchen unter einander in Zusammenhang. Durch Verbindung dieser peripherischen Ganglien mittelst stärkerer Längscommissuren entsteht ein besonderer, dem Bauchnervenstrange coordinirter Abschnitt des Nervensystems (Pleione).

Eine ähnliche Differenzirung bieten die Eingeweidenerven dar. In den niederen Abtheilungen der Würmer treten Nerven von den beiden Ganglien, die das einzige Centralorgan vorstellen, zum Darmcanale. Solche sind sowohl bei Turbellarien als bei Trematoden beobachtet. Bei den Anneliden erreichen diese Nerven nicht blos eine grössere Entfaltung, sondern sie erlangen durch Verbindung mit Ganglien einen gewissen Grad von Selbständigkeit. Man kann diesen durch letzteren Umstand zu einem besonderen Systeme von Eingeweidenerven sich gestaltenden Apparat in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt theilen. Der erstere entwickelt sich auf den Mundtheilen, und ist besonders bei den mit protractilem Rüssel ausgestatteten Chätopoden (wie z. B. bei Phyllodoce, Glycera u. a.) ansehnlich entwickelt. Der hintere Abschnitt nimmt dagegen auf dem Darmrohre seine Verbreitung. Er ist der schwächere, und bis jetzt nur bei den Hirudineen als unpaarer Darmnerv genauer bekannt. In beiden sind Einrichtungen gegeben, die bei den Arthropoden in constanterer Ausbildung sich wieder finden. Beide Abschnitte müssen, wie schon von Quatrefages angedeutet wird, unerachtet ihrer Verbreitung auf physiologisch zusammengehörende Organe aus einander gehalten werden. Der vordere Abschnitt verläuft zu willkürlich beweglichen Theilen, wogegen nur der hintere einem ächten Darmnervensystem entspricht, und in physiologischer Beziehung als sympathisches Nervensystem bezeichnet werden kann.

Die Verbindung des anatomischen Verhaltens des Nervensystems der Anneliden mit dem der andern Würmer ist noch nicht vollständig klar ermittelt. Die Plattwürmer bieten die meisten Anschlusspuncte, und zwar die Trematoden zu den Hirudineen, die Nemertinen zu den Chätopoden. Ueber das Verhalten zu den Nematoden ist schwer zu urtheilen, da die Uebereinstimmung, welche der ventrale Medianstamm bietet, wieder durch das Vorkommen des dorsalen aufgewogen wird. Auf keinen Fall besteht eine nahe Verwandtschaft.

Der niedere Zustand des Nervensystems von *Peripatus* äussert sich nicht blos in der, wie es scheint, gleichmässigen Vertheilung der ganglionären Elemente in beiden Seitensträngen, welche das Bauchmark vorstellen, sondern auch in dem Abgehen der peripherischen Aeste, die nicht in Stämmchen vereinigt sind. (Jedes Metamer erhält 6 einzelne Nerven.) Se sind auch die Quercommissuren vereinzelt. Durch all' das wird Peripatus zu einem wichtigen Verbindungsgliede. Wenn auch die Stellung dieses Thieres bei den Würmern nicht ganz gesichert ist, so verbindet es jedenfalls Ringelwürmer und Arthropoden mit den Plattwürmern.

Für die Erkenntniss der Entstehung des Bauchmarkes der Ringelwürmer aus den Seitennerven bietet *Malacobdella* ein wichtiges Stadium, besonders durch das Vorhandensein discreter Ganglien. Denkt man sich die hier noch rein lateral gelagerten Nervenstränge ventral zusammengerückt, und dabei durch Querstränge vereinigt, so geht daraus das Bauchmark hervor. Das vorderste Ganglion des Seitenstrangs bildet mit dem der andern Seite das erste Ganglion des Bauchmarks, und so fort die folgenden. Dadurch erhalt die oben ausgesprochene Ansicht von der Natur dieser ersten Ganglien einen neuen Beleg.

Von den mannichfachen Formen des Gehirns soll nur die Theilung auf zwei hinter einander liegende Parthieen erwähnt werden. Sie ist bei Nephthys (Quatrefages) und Chaetogaster (O. Schmidt, Leydig) vorhanden. Sowohl die vordere als die hintere Portion besitzt eine selbständige Schlundcommissur. Doppelte Commissuren scheinen sonst

nicht vorzukommen, denn das was von Quatrefages (Ann. sc. nat. III. xiv. S. 377.) als doppelte Commissur bei Nereiden (Johnstonia) angegeben wird, ist nichts anderes als der mit der wahren Commissur verlaufende Nerv für die Fuhlercirren. Dieser Nerv geht vom ersten Bauchganglion ab. Vielleicht ist das Vorkommen eines Ganglions an der Commissur (bei Polynoe, Aonia, Malacoceros), welches gleichfalls häufig Nerven für die Fuhlercirren entsendet, aus einem ähnlichen Verhalten entsprungen. Die bereits berührte Verschmelzung der vordersten Ganglien des Bauchstrangs trifft sich auch bei den Chätopoden nicht selten. Bei Polynoe vereinigen sich so 2—3 Ganglien, angedeutet ist das auch bei Aphrodite, wo die vorderste Anschwellung der Quercommissur entbehrt. Eigenthümlich ist das Verhalten des Bauchmarks bei Clymene, indem die dichtgedrängt sich folgenden Ganglien ungleich gross sind. Je ein grösseres Paar, von dem die Nerven der Parapodien entspringen, wechselt mit einer grösseren Anzahl kleinerer Paare, von denen jedes nur zu den benachbarten Muskeln feine Fäden absendet.

Die Vereinigung der Nervenstränge wie der Ganglien zu einem scheinbar einfachen Strange wird durch eine oft sehr mächtige »Scheide« bewerkstelligt, in welcher bei einigen (z. B. bei Nereiden nach Quatrefages) zellige Einlagerungen vorkommen. Immer jedoch ist die Duplicität an den Längscommissuren wie an den Ganglien nachweisbar. Die Ganglienzellen nehmen in den Ganglien eine peripherische Lagerung ein. Bei den Egeln bilden sie follikelartige Aussackungen, in ähnlicher Anordnung auch am Gehirne. Vielleicht sind hieher auch die eigenthümlichen Anhänge zu rechnen, die Claparède (Beobachtungen S. 52) sowohl am Gehirn als an den Ganglien des Bauchstrangs von Sphaerodorum beschrieben hat. Ich finde in ihnen Zellen, die wie die Ganglienzellen der Egel mit Fortsätzen sich gegen die Längsnervenstränge richten. Bei der von mir beobachteten Art gingen von diesen Anschwellungen keine Nerven ab. Der Austritt der Seitennerven aus dem Bauchmarke zeigte sich immer in einiger Entfernung davon. Nach Leydig's Entdeckung verläuft mit dem Bauchmarke der Hirudineen noch ein intermediärer Strang, von der Nervenscheide umschlossen. Eine Andeutung hievon hat Leydig auch bei Lumbricus gesehen. Der Strang setzt sich hin und wieder mit den Hauptsträngen in Verbindung. Bei den Chätopoden dürfte wohl ein ähnliches Verhalten sich herausstellen.

Eine besondere Complication erhält die Nervenscheide durch das Vorkommen von Muskelfasern, so dass sie dadurch zu einem contractilen Gebilde wird (Leydig). Die Nervenscheide des Bauchmarks setzt sich auch auf die von letzterem abgehenden Aeste fort. Variabel ist die Zahl der von den Ganglien des Bauchmarks entspringenden Nerven. Bald ist es nur ein Stämmchen, bald treten mehrere aus; zwei über einander gelagerte besitzen constant die Hirudineen. In dieser Abtheilung ist auch das letzte Ganglion ansehnlich grösser als die anderen. Es versorgt den terminalen Saugnapf, ist aber aus einer grössern Anzahl mit einander verschmolzener Ganglien entstanden anzusehen. Bei Clepsine setzen es sieben primitive Ganglien zusammen. Es bildet hier einen länglichen Knoten, an dem eine Trennung in einzelne Abschnitte nicht blos aus den austretenden Nerven, sondern auch an durchbrochenen Stellen zu ersehen ist. Bei Branchellion zeigt auch das vorletzte Ganglion des Bauchmarks Andeutungen einer Verschmelzung aus mehreren, und am letzten sind diese Spuren sogar ausnehmend deutlich. Weniger dagegen trifft sich das für Hirudo oder Albione, wo die Ganglien enger, in eine rundliche Masse vereinigt sind. Dieselbe Zahl von Nervenstämmchen (sieben Paar) nehmen auch hier ihre Entstehung. Ueber das Verhalten der embryonalen Anlage des Nervensystems, welche auch für die Deutung dieser Ganglienconiplexe von Belang ist, vergl. Rathke (Entw. d. Clepsinen) wie Leuckart (Parasiten I. S. 695).

Als einen Reductionszustand betrachte ich das Nervensystem von *Myzostoma*, wie es von Lovén (A. Nat. 1842. S. 304) später von Semper (Z. Z. Bd. 9. S. 48) beschrieben wurde. Obgleich noch nähere Untersuchungen besonders bezüglich des etwaigen Vor-

kommens einer Schlundcommissur, sowie hinsichtlich des feineren Baues abzuwarten, so kann es doch als ein Anneliden-Bauchmark bezeichnet werden, bei dem — wie aus den peripherischen Nerven zu urtheilen — nur eine geringe Anzahl von Ganglien entwickelt und unter einander verschmolzen sind. Der die allgemeine Rückbildung bedingende Parasitismus erklärt auch diesen Zustand hinlänglich, dass aber der Anschluss an die Anneliden ein gerechtfertigter ist, dürfte aus den wie mir scheint vollkommen richtigen Bemerkungen von E. Mecznikow (Z. Z. Bd. 16. S. 236) zur Genüge hervorgehen.

Bezüglich der zu den Mundorganen tretenden Nerven besteht sowohl in Zahl als Beziehung zu Ganglien eine beträchtliche Verschiedenheit. Das Gemeinsame scheint nur in dem Vorkommen von Ganglien zu bestehen. Da aber, wie bereits oben bemerkt, solche Ganglien auch an den vom Bauchmarke entspringenden zu den Parapodien etc. laufenden Nerven vorkommen, darf auf eine eigenartige Natur jener ersteren Ganglien noch nicht geschlossen werden.

Von einem eigentlichen Eingeweidenervensystem der Annulaten ist nur der von Brandt beim Blutegel entdeckte Darmnerv anzuführen. Er läuft auf der Unterfläche des Darmcanals und schickt Aeste sowohl an den letzteren als an die blindsackförmigen Ausbuchtungen desselben. In seinem ganzen Verlauf fand Leydig Ganglienzellen eingebettet. Ob bei den übrigen Annulaten ein ähnlicher Nerv bestehe, bleibt noch nachzuweisen, sowie auch bei den Egeln noch zu ermitteln ist, in welcher Verbindung der Nerv mit dem übrigen Nervensysteme steht.

Ueber das Nervensystem der Annulaten handeln ausführlicher: Quatrefages, Ann. sc. nat. Ser. III. T. 2. u. 14. Ferner: Leydig, A. A. Ph. 1862. S. 90 (Vergl. Anat. I.). Den feinern Bau, vorzüglich beim Blutegel, behandelt: Faivre (Ann. sc. nat. Ser. IV. T. 4 u. 6), dann für Clepsine Baudelot (Ann. sc. nat. Ser. IV. T. III. S. 127). Am genauesten Leydig in seiner Vergl. Anat., sowie auch dessen: Tafeln z. vergl. Anat. Tüb. 1864. für die nähere Kenntniss der Structur und Textur dieses Apparates von grösster Wichtigkeit sind. Eine Differenzirung der faserigen Elemente des Nervensystems ist besonders bei den Hirudineen wahrzunehmen, wo sogar zweierlei verschiedene Faserformen, die Leydig den cerebrospinalen und den sympathischen Fasern vergleicht, vorkommen. Den Scoleinen geht eine solche Sonderung ab, dagegen findet sich, wie Claparède (Recherches S. 9) zuerst nachwies, in der Mittellinie des Bauchstranges eine kolossale Nervenfaser, welche von Leydig (Vergl. Anat. I. S. 154) bei Lumbricus aus dem Gehirne entspringend erkannt ward.

Sinnesorgane.

Tastorgane.

§ 73.

Die Sonderung der Sinneswerkzeuge tritt bei den Würmern auf eine höhere Stufe. Als Organ der Tastempfindung oder des Gefühlsinnes zeigt das Integument bei den Würmern eine Anzahl von Einrichtungen, die theils in besondern Fortsatzbildungen, theils in feineren Texturmodificationen bestehen, an welchen der peripherische Nervenapparat, der Bedeutung der Organe entsprechend, innigsten Antheil hat. Die Gebilde letzterer Art machen die eigentlichen Tastorgane aus, während die gröberen Vorrichtungen, wie die Fortsätze des Integuments, nur als die Träger jener erscheinen. Diese werden dadurch zu zusammengesetzten Gebilden. Das Wesentliche dieser

Organe besteht darin, dass sensible Nervenfasern mit modificirten Zellen des Integumentes in Verbindung stehen, welche letztere in der Regel mit starren borstenähnlichen Fortsätzen (Tastborsten, Taststäbchen) über die Oberfläche des Integumentes vorragen. Da ein grosser Theil jener starren feinen Fortsätze bereits in seinem Zusammenhange mit Nerven erkannt ist (bei Räderthieren und Anneliden), dürfte es nicht allzu bedenklich sein, diese sehr verbreiteten Bildungen auch da als Tastorgane anzusprechen, wo der Nachweis des Zusammenhanges mit dem Nervensysteme noch nicht geliefert ist. Das trifft zumal für jene Abtheilungen, die auch für die Erkenntniss der gröberen Verhältnisse des Nervensystems Schwierigkeiten darbieten.

Eine grosse Verbreitung zeigen jene Tastborsten unter den Turbellarien und Nemertinen, wo sie bald über den ganzen Körper vertheilt sind, bald am Kopftheile des Körpers eine Stätte reichlicher Verbreitung finden. Sie treffen sich wieder bei den Annulaten, in beschränktem Maasse bei Hirudineen, von welchen einzelne wie z. B. Branchiobdella solche Tastborsten am Kopfsegmente aufweisen; ähnlich auch bei einigen Lumbricinen; in grösserer Verbreitung kommen sie bei den Chätopoden vor, während sie bei den Räderthieren genau dasselbe Verhalten zeigen wie bei den niederen Arthropoden. Als Sitz erscheinen bei den Chätopoden sowohl die eigentlichen Fühler als auch die als Cirren bezeichneten Anhänge der Parapodien, sowie die aus Modificationen dieser Cirren hervorgegangenen Gebilde (vergl. oben § 67). Diese Körperanhänge werden durch die reichliche Ausstattung mit jenen Endapparaten sensibler Nerven zu complicirteren Tastorganen, die bei der Beweglichkeit dieser Gebilde auf eine höhere Stufe treten. Auch die oft sehr ansehnliche Länge der Fühler und der Cirren ist bei der Beurtheilung des functionellen Werthes dieser Theile mit in Anschlag zu bringen. — Eine besondere Complication der Taststäbchen findet sich nach LEYDIG's Entdeckung bei einigen Hirudineen, wo Gruppen jener Gebilde in den Grund becherförmiger Organe eingebettet sind. Die Anordnung der empfindenden Theile in eine Vertiefung der Körperoberfläche begründet die Meinung, dass man es hier keineswegs mit einem speciellen Tastapparat, sondern mit einem Sinnesorgane allgemeiner Natur zu thun habe.

Einen geringeren Differenzirungsgrad als diese Taststäbchen oder Tastborsten darstellen, besitzen die Tastpapillen. Sie kommen da zur Ausbildung, wo der Körper von einer stärkeren Cuticularschichte bedeckt wird. Es sind konische oder warzenförmige Erhebungen der Cuticularschichte, welche hier von einem Porencanale durchsetzt wird. In letzteren findet sich eine Nervenfaser eingebettet. Wir finden solche Tastpapillen vorzüglich bei den Nematoden verbreitet, wo sie theils in der Nähe der Mundöffnung, theils um die Genitalöffnung, meist in regelmässiger Gruppirung gefunden werden.

Weniger bestimmt nachweisbar ist die Bedeutung von wimpernden Gruben an der Seite des Kopftheiles der *Nemertinen*. Es sind bald ansehnliche, longitudinal verlaufende Spalten, deren Ränder sich öffnen und schliessen können, bald einfachere konische oder auch flache Vertiefungen (Fig. 33. c),

die weniger deutlich sind. Die Wimpern dieser Gruben zeichnen sich vor denen des übrigen Körpers durch ihre Länge aus. Die Lage der Gruben findet sich immer in der Nähe des Gehirnes, von dem aus ein ansehnlicher Nervenstamm zum Grunde der Grube tritt, um dort eine ganglienartige Anschwellung zu bilden. Mit dieser steht die Auskleidung der Wimpergrube in unmittelbarem Zusammenhang, so dass auch hier die Annahme eines Nervenendapparates zulässig ist. Spuren von diesen Wimpergruben sind übrigens auch bei einzelnen rhabdocölen Turbellarien vorhanden, und sehr deutlich trägt sie Polygordius.

Aehnliche Organe zeigen auch die *Tunicaten*, z. B. bei den *Salpen* liegt eine wimpernde bald teller- bald flaschenförmige Vertiefung vor der dorsalen Befestigung des Kiemenbalkens. Die Qualität der durch diese Gebilde vermittelten Wahrnehmungen zu bestimmen ist unmöglich, und es kann nur als wahrscheinlich gelten, dass sie Zustände des umgebenden Mediums percipiren, und damit also sich den Riechorganen höherer Organismen zur Seite stellen lassen.

Für die parasitischen Plattwürmer, wie Cestoden und Trematoden, sind Tastapparate nicht näher bekannt, so dass die bei den nächstverwandten Turbellarien vorhandenen Gebilde hier wohl einer Rückbildung erlagen. Die Tastborsten der Anneliden ragen entweder einfach aus dem Integumente vor oder sie stehen auf besonderen Erhebungen. Die zu ihnen tretenden Nervenfasern bilden in der Regel Anschwellungen, die dann auch die Grundlage für die die Borste tragenden Erhebungen abgeben. Sehr häufig sind diese Borsten durch feine, rigide Härchen dargestellt. (KÖLLIKER, kurzer Bericht. Wurzb. Naturh. Zeitschr. Bd. V.) Aehnliche Tastorgane sind auch bei *Sagitta* vorhanden.

Was die becherförmigen Organe der Egel betrifft, so sind diese am Kopfe in grösserer Anzahl vorhanden, vereinzelt dagegen an den hinteren Körperringen. An den hintersten fehlen sie. Kreisförmig gestellte lange Zellen von glasheller Beschaffenheit kleiden jedes der in die Haut eingesenkten Becherchen aus und lassen am Boden desselben eine Fläche frei, die von den stäbchenförmigen Endapparaten eingenommen wird. Sie sind beobachtet bei Sanguisuga, Haemopis, Nephelis. (Vergl. darüber LEYDIG, A. A. Ph. 1861. S. 599, sowie dessen Tafeln z. vergl. Anat. Taf. III.) — Da die von KEFERSTEIN und EHLERS (Zool. Beiträge. S. 39.) als Hautdrüsen beschriebenen Organe der *Gephyreen* (Sipunculus) einen in mehren Puncten den becherförmigen Organen der Egel ähnlichen Bau besitzen, ist die Vermuthung LEYDIG's, dass auch hier ein Sinnesapparat vorliege, gewiss gerechtfertigt. Dadurch dass die Nerven der Haut, wie es scheint, ausschliesslich zu jenen Gebilden sich verbreiten, wird diese Annahme bestärkt. Sehr zahlreich finden sich jene Organe am Rüssel, übrigens auch am hintern Körperende. Als sehr entwickeltes Tastorgan muss der Rüssel von Bonellia angesehen werden, da dessen vordere Ausbreitungen zahlreiche Nerven vom Schlundringe empfangen. (Vergl. oben S. 194.)

Hinsichtlich der Tastpapillen der *Nematoden* ist SCHNEIDER's Monographie nachzusehen. Aehnliche Apparate kommen auch bei Anneliden mit verdickter Cuticula vor, so bei Sphaerodorum (Fig. 29), wo KÖLLIKER (l. c.) die Hautpapillen mit Recht als Tastorgane deutet. Dass jedoch hier noch weitere Complicationen bestehen, lehrt der Umstand, dass jene Papillen eingezogen und vorgestreckt werden können.

Die Wimpergruben der *Nemertinen*, welche zuerst RATHKE durch die Erkennung des Zusammenhanges mit einem Nerven für Sinnesorgane erklärt hat, werden mannichfaltigen Deutungen unterworfen. VAN BENEDEN sieht in ihnen die Mündungen von Excretionsorganen (Mém. Acad. Belg. T. XXXII). Wenn auch die supponirte Verbindung mit dem Gefässysteme schwerlich sich bestätigen dürfte, so erscheint eine genaue Unter-

suchung der Nervenanschwellung als höchst wünschenswerth. Es genügt keineswegs, diesen Theil als ein unbestimmtes Organ anzusehen und als »Seitenorgan« zu bezeichnen. — Die beiden oben erwähnten Formen der Wimpergruben vertheilen sich derart, dass die Grubenform bei Borlasia, Polia u. a., die Spaltenform bei Nemertes, Cerebratulus u. a. gegeben ist. Bei Cephalothrix fehlen die Wimpergruben, dagegen finden sie sich bei einigen Turbellarien (Microstomeen. O. Schmidt, die rhabdocölen Strudelwürmer), wie bei der merkwürdigen Zwischenform zwischen Nematoden und Anneliden: Polygordius. (Schneider, Nematoden. S. 326. und A. A. Ph. 1868. S. 51.)

Diesen Organen kann vielleicht der durch den »Rüssel« von *Balanoglossus* vorgestellte Apparat angeschlossen werden. Nach Kowalewsky führt hier eine vordere Oeffnung in einen Hohlraum, der dieses vom übrigen Körper durch eine tiefe Einschnürung abgesetzte Organ durchzieht, um hinten über der Mundöffnung auszumünden. Somit besteht keine directe Communication mit dem Darmcanale, das Organ nimmt blos Wasser auf, welches es durch die hintere Oeffnung wieder austreten lässt. Die benachbarte Lagerung eines wahrscheinlich einem Nervencentrum entsprechenden Gebildes lässt die Annahme eines Sinnesapparates, der seiner ganzen Einrichtung gemäss einem Riechorgane nahe steht, für nicht ungerechtfertigt halten. In morphologischer Beziehung giebt sich einige Aehnlichkeit mit den Riechorganen niederer Wirbelthiere kund, wie sie in anderer Art auch die Wimpergruben der Nemertinen erkennen lassen. — Bezüglich der Natur der Wimpergrube bei den *Salpen* ist es zweifelhaft, ob sie zu den Sinnesorganen gehört. Leuckart stellt in Abrede, dass sie einen Nerv empfängt. — Eine den Eingang der Athemhöhle umgreifende wimpernde Linie, die bei den Tunicaten verbreiteter vorkommt, ist wohl ebenfalls den zweifelhaften Sinnesorganen zuzurechnen.

Sehorgane.

§ 74.

Die Entwickelung der einzelnen Organe beim Individuum zeigt uns Zustände eines gewissen Grades der Indifferenz, in welchen wir das Organ zwar zu unterscheiden vermögen, ohne dass ihm jedoch schon die Einrichtungen sämmtlich zukommen, die es, allmählich sich entfaltend, für eine bestimmte Functionsreihe fähig erscheinen liessen. Solche Verhältnisse treffen wir auch in bleibendem Zustande und die Sehorgane der Würmer liefern zahlreiche Beispiele dafür. Bei vielen niederen Würmern, so bei Turbellarien, Trematoden, Nemertinen und Räderthieren finden wir an der Stelle, wo Andere deutlicher entwickelte Augen besitzen, vielfach nur Pigmentflecke. Sie liegen symmetrisch geordnet entweder unmittelbar dem Gehirne auf, oder finden sich doch in der Nähe desselben und empfangen von ihm Verzweigungen von Nerven. Ueber die Endigungsweise dieser Nerven ist nichts bekannt, daher ist es ungewiss, ob solche »Augenflecke« als lichtempfindende Apparate gedeutet werden dürfen.

Bestimmter gestaltet sich unser Urtheil für jene Fälle, wo das Pigment nur eine Hülle abgiebt für eigenthümliche Gebilde, die wir als Endapparate von sensiblen Nerven betrachten dürfen, und speciell als lichtempfindende Apparate erklären, da sie sich in verschiedenartiger Combination an der Zusammensetzung zweifelloser Sehorgane betheiligen. Diese Gebilde erscheinen meist als eigenthümlich modificirte Zellen, die entweder einzeln oder in Gruppen beisammen das Pigment durchsetzen und nach Analogie des

Verhaltens derselben Gebilde im genauer gekannten Arthropoden-Auge, wohl ohne Zweifel mit Nerven in unmittelbarer Verbindung stehen. Wegen ihrer stark lichtbrechenden Eigenschaft werden sie häufig noch als »lichtbrechende« Medien gedeutet, und als »Linsen« aufgeführt, obgleich sie höchstens mit einem Abschnitte diese Rolle spielen können. Ihr Verhalten zum »Sehen« ist übrigens noch keineswegs über alle Zweifel sicher gestellt. Man kann daher diese Gebilde besser mit dem indifferenteren Namen der »Krystallstäbchen« oder »Krystallkegel« bezeichnen. —

Solche Augen finden wir unter den Plattwürmern in ziemlicher Verbreitung bei den Turbellarien. Sowohl bei den rhabdocölen als den dendrocölen kommen sie vor, und zwar in der Regel zu zweien auf der oberen Fläche des Kopftheiles angebracht. Viele Seeplanarien besitzen an derselben Stelle eine grössere Anzahl regelmässig angeordneter circumscripter Pigmentflecke, von denen ein Theil gleichfalls einen Krystallkörper umschliesst, und dadurch den Augen beigezählt werden darf. Sehr häufig zeigen sich diese Augen frühzeitig beim Embryo als Pigmentflecke, und so erscheinen sie auch bei vielen Larven von Trematoden, deren manche jedoch auch deutliche Krystallkörper erkennen lassen. Bei den endoparasitischen Formen dieser Abtheilung gehen die Sehorgane in der Regel später verloren, indess sie bei manchen ektoparasitischen Trematoden fortbestehen.

Den Cestoden fehlen sie in jedem Zustande, wenn man nicht Einzelnen zukommende rothe Pigmentflecke, die hinter den Saugnäpfchen liegen, als Rudimente solcher Organe ansehen will.

Bei den *Nemertinen*, wo Augenflecke nicht selten vorkommen, sind wahre Augen nur in wenigen Fällen beobachtet. Augenflecke und wahre Augen einfacher Form finden sich auf dem Schlundringe gelagert bei frei lebenden *Nematoden*, indess sie den parasitischen bis auf wenige Ausnahmen mangeln, so dass sich auch hier die Rückbildung der Sinneswerkzeuge mit dem Parasitismus deutlich verbunden zeigt.

In unmittelbarer Auflagerung auf dem Gehirne treffen wir die Sehorgane bei den *Räderthieren*. Zwei an einander gerückte Pigmentflecke enthalten je ein Krystallstäbchen, welches bei nicht selten völliger Verschmelzung der Augen zu Einem einfach ist. Andere tragen da nur einen Pigmentfleck. Solche Flecke finden wir auch bei *Tunicaten*, so z. B. bei vielen Ascidien, wo sie an der Eingangs- und Auswurfsöffnung als »Ocelli« gruppirt sind. Doch fehlt der Nachweis einer Beziehung zum Nervenapparate. Auch für die Pigmentflecke am Nervencentrum der schwimmenden Tunicaten gilt dieses. Dagegen finden sich bei manchen Ascidienlarven sehr entwickelte Sehorgane vor.

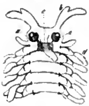
Durch eine grössere Anzahl von radiär gestellten Krystallkegeln ist das complicirtere Augenpaar von *Sagitta* ausgezeichnet, und damit treffen sich schon Verhältnisse, die an die Annulaten erinnern.

Unter den Annulaten nehmen die *Hirudineen* die niederste Stufe ein. Die bei vielen vorhandenen Augen liegen wie bei den Plattwürmern oberflächlich am Kopftheile des Körpers, und sind, wie dort, meist in grösserer Anzahl symmetrisch vertheilt. In ihrem Baue stimmen sie so merkwürdig

mit den bei den Tastorganen erwähnten becherförmigen Gebilden überein, dass es nicht gut möglich ist, sie mit den Augen anderer Annulaten in unmittelbaren Anschluss zu bringen. Es scheint hier vielmehr ein Zustand gegeben zu sein, *wo ein specifisches Sinnesorgan sich aus indifferenteren, im Integument entstandenen Empfindungsorganen hervorbildet.*

Unter den *Anneliden* finden wir die Augen bei den *Chätopoden* meist unter dem Integumente geborgen dem Gehirnganglion aufgelagert, zu zweien oder zu vieren; selten kommt noch ein unpaares Auge vor. Bei dem Bestehen von vier Augen ist meist ein Paar ansehnlicher ausgebildet, das zweite Paar häufig auf einen Pigmentfleck reducirt. Bei grösserer Entwickelung treten diese Sehorgane mehr an die Oberfläche des Integumentes (Sylliden, Nereiden) und können damit, wie bei den Alciopen, eine grössere Complication des Baues erreichen, durch die sie von den Augen Nächstverwandter sich weit entfernen. Wie die Mehrzahl der im Dunkeln lebenden Oligochäten der Augen gänzlich entbehrt, so erleiden diese Organe eine Rückbildung bei den Tubicolen unter den Chätopoden. Die bei den Larven oder auch noch später vorhandenen Sehorgane schwinden mit dem Uebergange in die festsitzende Lebensweise, oder werden durch blosse Pigmentflecke repräsentirt. Als ein Anpassungszustand anderer Art erscheint bei gewissen Tubicolen (Branchiomma) die Ausbildung von Sehwerkzeugen an den Kiemenbüscheln des Kopfes, wo sie in vielfacher Zahl die einzelnen Fäden besetzen. Eine ähnliche von der ursprünglichen Stätte abweichende Lagerung, die nicht als Wanderung des Organs, sondern wie schon aus der Vielzahl zu ersehen, als Neubildung aufzufassen ist, findet sich übrigens auch noch bei anderen Anneliden. Bei manchen sollen, wie am Kopfsegmente, auch an dem Hinterende des Körpers Augen vorkommen, und endlich zeigt die Gattung Polyophthalmus ausser den Augen am Kopfe noch je ein Augenpaar an jedem Metamer des Körpers. In diesem Verhalten liegt nicht blos ein für die Würdigung der Metameren wichtiger Umstand, sondern es geht daraus auch von neuem hervor, wie jene Sinnesorgane bei den Würmern noch eine geringe Beständigkeit besitzen. Die Vererbung spielt dabei eine minder wichtige Rolle als die Anpassung, der entsprechend wir Sehorgane nicht nur bald da bald dort auftreten, sondern auch wieder verschwinden sehen.

Fig. 37.



Augen mit Krystallkörpern sind unter den *Turbellarien* bei Mesostomum marmoratum und lenticulare, dann bei Vortex minutus beobachtet. Die Organe treten sehr frühe auf. Auch da wo nur Augenflecke bestehen, sind diese in der Regel bei den Embryonen bereits vorhanden, ebenso bei Planarien und Nemertinen. Von den erstern besitzt Tricelis drei, Tetracelis vier, Planocera und Polycelis viele den ganzen Rand des Vorderkörpers besetzende Augen, doch bedürfen alle diese Organe noch sehr einer sorgfältigen

Fig. 37. Vorderkörper einer *Myrianide*. *a a* Augen. *b* seitliche Kopffühler. *c* unpaarer Stirnfühler. *d* Cirren der Parapodien.

Durchforschung, wie sie bereits von Leydig mit so glänzendem Erfolge für die Sehorgane der Hirudineen vorgenommen ward. Manche rhabdocolen Turbellarien besitzen gleichfalls eine Mehrzahl von Augenflecken, die dem Gehirne aufgelagert sind. Vortex quadrioculata nach Frey und Leuckart und Enterostomum fingalianum nach Claparède (Etudes etc.), zeigen in der Anordnung ihrer vier Augenflecke eine Annäherung zu Nemertinen und Anneliden. Unter den *Nemertinen* sind Augen entschieden bei Polia coronata und Nemertes zonionia deutlich, auch von Tetrastemma sind sie angegeben. Viele, in je zwei Längsreihen geordnete Pigmentflecke, zu denen ansehnliche Nerven treten, hat Keferstein für Borlasia splendida beschrieben. — Von den endoparasitischen *Trematoden* besitzt ein Paar Augen Amphistoma subclavatum, auch im Larvenzustande, wo bei vielen anderen blosse Augenflecke vorhanden sind. Wahre Augen trägt auch die aus dem Embryo hervorgegangene Larvenform von Monostomum mutabile (G. Wagener). Bei vielen ectoparasitischen Trematoden, wie z. B. bei den Dactylogyren, bleiben die Pigmentflecke fortbestehen. Die genannte Gattung besitzt deren vier, zu denen Nervenfädchen gelangen, die, zu ihrem Ende von Pigment umhüllt, mit einem lichtbrechenden Körper (Krystallstäbchen?) sich verbinden. (G. Wagener, Beiträge.) — Von freilebenden *Nematoden*, die mit Augen versehen sind, ist die Gattung Enoplus zu nennen. Viele andere Gattungen besitzen an ihrer Stelle nur Anhäufungen von Pigment. Von parasitischen Nematoden besitzt nur Phanoglene wirkliche Augen. — Der verwandtschaftlichen Beziehungen, welche die Augen der *Hirudineen* in Zahl, Lagerung und Anordnung zu den gleichen Organen der Plattwürmer besitzen, ist bereits oben Erwähnung geschehen. Zehn Augen besitzt Haemopis und Sanguisaga, acht Nephelis, zwei Clepsine (Cl. bioculata), vier Piscicola (P. respirans), wozu noch zehn auf dem terminalen Saugnapf angebrachte kommen. Nach Leydig's Untersuchungen (A. A. Ph. 1861. S. 588. Vergl. auch dessen Tafeln z. vergl. Anat.) werden diese Augen durch becherförmige Vertiefungen im Integumente gebildet, die von den bereits oben bei den Tastorganen geschilderten im Ganzen nur durch starke Pigmentumlagerungen verschieden sind. Der Grund dieser Becher wird von hellen Zellen ausgekleidet, welche einen Nervenstrang zwischen sich hindurchtreten lassen. Dieser Axenstrang gelangt bis zur vertieften Mündung des Bechers, wo modificirte Epidermiszellen eine die Vertiefung umziehende Einfassung bilden. Im Grunde dieser Vertiefung, somit frei nach aussen findet sich die Endigung des nervösen Axenstranges mit einer leichten papillenförmigen Erhebung. So bei Haemopis und Sanguisuga; bei Nephelis sind die aus dem Pigmentbecher vorstehenden Zellen in geringerer Zahl vorhanden und durch Grösse ausgezeichnet. Bei Piscicola stehen sie in einer Reihe auf der hier flachen Pigmentausbreitung. Ob diese Zellen mit Nervenendigungen in Verbindung stehen, ist nicht ermittelt, nach Leydig's sorgfältigen Untersuchungen sogar unwahrscheinlich, so dass diese Form der Sehorgane aus der Reihe der Einrichtungen heraustritt, die von den Ringelwürmern zu den Arthropoden hinüber führt.

Bezüglich des Baues der Augen der Anneliden waltet sehr differentes Verhalten ob. Unter den Drilomorphen besitzen manche der im Wasser lebenden *Scoleinen* sehr einfache Sehorgane, wie z. B. Stylaria, welche jederseits in gleicher Höhe mit dem Gehirn in die Matrix des Integumentes eingebettet sind. (Leydig, l. c.) Die drei Kopfaugen von *Polyophthalmus* liegen unmittelbar dem Gehirne auf. Das mittlere besitzt drei, die beiden seitlichen zwei Krystallkörper. Die Augen der Metameren sind, wie bei Stylaria, ins Integument eingesenkt, ihre Nerven empfangen sie von den Ganglien der Bauchkette. Bei anderen Arten (P. pictus) sind nur die drei Kopfaugen vorhanden, jedes mit einem Krystallkörper. (Claparède, Glanures. S. 17.)

Bei den *Chätopoden* scheinen die Sehorgane gleichfalls meistens den einfacheren Bau aufzuweisen, indem in einer Pigmentzellenhülle Krystallkegel eingebettet sind, doch liegen hierüber noch zu wenig histiologische Angaben vor, um für die Vergleichung eine sichere Basis zu haben. Vier gleichmässig entwickelte Augen besitzt Palmyra. Sonst

sind sie in der Regel ungleich entwickelt, wenn sie zu mehr als zu zweien vorkommen. Entweder dem vorderen oder dem hinteren Paare fehlen die Krystallkörper, oder sind unansehnlich. In der Stellung weichen sie dann gleichfalls von einander ab. Das eine Paar ist nach oben, das andere abwärts gerichtet (Polybostrichus). Die ansehnlichen Augen der Alciopen besitzen jedenfalls eine viel höhere Organisation, indem der geschlossene Augenbulbus sowohl einen lichtbrechenden Körper, als auch eine lichtpercipirende Schichte aus stäbchenförmigen Elementen enthält, und überdies eine als Iris fungirende Membran sowie eine Tapetumschichte aufweist. Vergl. hierüber Joh. Müller, Ann. sc. nat. XXII. 1831. Krohn, A. Nat. 1845. S. 179. Ferner Leydig, Lehrbuch d. Histiologie. S. 259. Die Augen an den Kiemen von Branchiomma werden aus je einer Anzahl von Krystallkegeln, die divergirend aus einem Pigmentpolster hervorragen, dargestellt. Sie sitzen an den Fiederästen der Kiemen und werden von besonderen unter ihnen entspringenden Decklamellen überragt. Bei anderen *Tubicolen* z. B. bei Protula und Amphicorina sind Augen am Kopfe vorhanden (Quatrefages). Deutliche Augen besitzen auch die Jugendzustände von Spirorbis. Sie gehen später verloren. An dem sich über den Rand der Röhre umschlagenden Halskragen mancher Tubicolen sind gleichfalls Augen beobachtet. (Zwei bei Protula.) Endlich erscheinen Augen am hintern Leibesende bei Fabricia und verwandten Formen, und hier sind die hinteren sogar viel deutlicher als die Kopfaugen. Diese Thiere, die wie es scheint nur zeitweise Röhrenbewohner sind, bewegen sich beim Schwimmen mit dem Schwanzende voraus. So fungirt auch in dieser Beziehung das mit Sinnesorganen ausgestattete Hinterende in der Rolle des Kopfes, welch' letzterer durch seinen Kiemenbesatz eine entgegengesetzte Bewegung hindern müsste. Wie die meisten Tubicolen sind auch die eine ähnliche Lebensweise führenden *Gephyreen* ohne entwickelte Sehorgane. Da aber die pelagischen Larven der Sipunculiden vier dem Gehirn aufliegende Augenflecke besitzen, so geht auch hier eine Rückbildung vor sich.

Ueber die Sinnesorgane der Würmer, vorzüglich über die Sehorgane vergl. Quatrefages, Ann. sc. nat. III. XIII. S. 25.

Für eine mehr als indifferente Natur der bei den *Salpen* dem Nervenknoten angelagerten Pigmentflecke spricht ihre constante Form, mehr aber noch, dass sie vom Ganglion selbst einen Fortsatz empfangen. Dies ist besonders bei jungen Thieren deutlich, wo das Pigment einen Vorsprung darstellt, indess es sich später mehr in das Nervencentrum einsenkt. Bei der solitären Salpenform ist die Pigmentmasse hogenförmig, fast wie ein Hufeisen. Verschiedene Gestalten bietet sie bei den Kettenformen dar.

Hörorgane.

§ 75.

Als **Hörorgane** sprechen wir bei den Würmern Organe an, die ähnlich wie bei den Cölenteraten aus einer bläschenförmigen Kapsel bestehen, in der ein festes grösseres Concrement, oder ein Haufen kleinerer sich vorfindet. Nicht selten ist die Kapselwand mit Cilien ausgekleidet, wie aus den zitternden Bewegungen der »Gehörsteinchen« (Otolithen) zu ersehen. Die Schwierigkeit des Nachweises von Nervenverzweigungen bei niederen Würmern — und gerade bei diesen sind jene Gehörorgane am meisten verbreitet —, hat den nothwendigen Zusammenhang dieser Organe mit dem Nervensysteme vielfach noch vermissen lassen. Dadurch verliert die Deutung der Organe zwar an Bestimmtheit, allein nichtsdestoweniger dürfen wir jene Organe hieher stellen, da doch in manchen Fällen genauere Beziehungen zum

Nervensysteme erkannt sind, und in den meisten die Organe sogar in unmittelbarer Nachbarschaft des centralen Nervensystems gefunden werden.

Meist unpaar treten diese Gehörbläschen bei den *Turbellarien* (Rhabdocölen) auf. Sie liegen meist dicht an den Hirnganglien, und finden sich in der Regel bei solchen Gattungen, die der Augen oder Augenflecke entbehren. Bei den *Nemertinen* sind sie nur in einzelnen Fällen beobachtet. Bei den übrigen Plattwürmern scheinen solche Gehörbläschen nicht verbreitet zu sein, und ebenso fehlen sie den *Nematoden*.

Erst bei den *Anneliden* finden sie sich wieder, und zwar paarig, in der Regel an den Seiten des Gehirns. Sie sind bei Arenicola, bei Fabricia, Amphiglene u. a. beobachtet. — Unpaar und in assymetrischer Lagerung ist ein Gehörbläschen auch bei *Tunicaten* (Doliolum, Appendicularia) erkannt worden.

Die Hörorgane sind bei Turbellarien zuerst von OERSTED (bei Monocelis) beobachtet worden, und wurden damals als Sehorgane gedeutet. Die Gestalt der Otolithen ist bei den *Rhabdocoelen* in der Regel sphärisch. Bei einigen ist diese Kugel mit zwei Ansätzen ausgestattet (Mesostomum auritum, Monocelis unipunctata M. SCHULTZE). Ausser bei diesen und anderen Arten der Gattung Monocelis sind Gehörbläschen noch bei Convoluta und Proporus-Arten, dann bei Derostomum (D. catenula LEYDIG) beobachtet. Während gewöhnlich Gehörbläschen und Augenflecke nicht mit einander vorkommen, finden sie sich beide bei Monocelis anguilla. Für das Vorhandensein von Gehörbläschen bei *Nemertinen* liegen Angaben von GRAEFFE (Denkschr. der Schweiz. Naturforsch. Gesellschaft. Bd. XVII), von CLAPARÈDE (Beobacht. S. 22) und von KEFERSTEIN (Z. Z. XII. S. 85) vor. Nach CLAPARÈDE findet sich bei Oerstedia pallida jederseits ein dem Gehirne aufliegendes Bläschen mit mehreren Otolithen. Ein dem Gehirne von Räderthieren aufsitzendes mit Kalkconcrementen gefülltes Säckchen (»Kalkbeutel«) kann wohl ebenfalls als hieher gehörig angesehen werden. Es ist bei Notommata-Arten, dann auch bei Lindia beobachtet. —

In den Gehörbläschen der Anneliden finden sich bald zahlreiche kleine Otolithen, wie bei Arenicola und Amphiglene, bald ein einziger, wie bei Fabricia. Bei letzterer Gattung sind die Gehörbläschen durch MECZNIKOW (Z. Z. XV. S. 331) wieder in Frage gestellt worden, da diese Organe flaschenförmige, mit einer wimpernden Oeffnung versehene Gebilde seien. — Vergleiche die bezüglichen Schriften von LEYDIG, dann QUATREFAGES (Ann. sc. nat. Ser. 3. XIII. S. 28) und CLAPARÈDE (Glanures S. 35).

Bei Ascidienlarven wird von KOWALEWSKY (Mem. Acad. Pet. X. No. 15) ein in der primitiven Anlage des Nervensystems entspringendes, der Wandung dieser Blase mit einem Stiele ansitzendes Organ als Gehörorgan gedeutet.

Für die *Salpen* ist ein Hörorgan noch problematisch, denn das oben erwähnte, in der Nähe des Ganglion gelagerte, durch einen engen Canal in die Athemhöhle ausmündende Bläschenpaar, welches von H. MÜLLER (Z. Z. IV. S. 330) als Gehörbläschen gedeutet wurde, entbehrt durch den Mangel von Otolithen den wesentlichen Charakter, wenn es auch keineswegs unwahrscheinlich ist, dass hier der Anfang zur Bildung eines Hörapparates vorliegt. Dies wird verständlich, sobald wir uns der ersten Anlage des Hörorgans der Wirbelthiere erinnern, einer vom Integumente her gebildeten Einsenkung, die, hier zwar vorübergehend, doch die Existenz einer derartigen definitiven Bildung bei anderen Organismen voraussetzt. Das »Gehörbläschen« der Appendicularien, liegt unmittelbar dem Nervenknoten, und zwar dessen linker Seite an. Viel weiter vom Ganglion entfernt findet es sich bei Doliolum, gleichfalls linksseitig, mit dem Ganglion

durch einen Nervenfaden verbunden. Ebenso zweifelhaft sind die bei einigen Ascidien (Chelysoma, Chondrostachys) als Hororgane beschriebenen Organe, die in der Nähe des centralen Nervensystems gelagert sind.

Organe der Ernährung.

Verdauungsorgane.

Darmcanal.

§ 76.

Der Ernährung des Körpers steht bei den Würmern ein Verdauungsapparat vor, der in verschiedenen Modificationen durch den Körper sich erstreckt, entweder in das Parenchym des Körpers eingebettet, oder, bei vorhandener Leibeshöhle in letzterer gelagert ist. Im erstern Falle werden die durch den Verdauungsprozess aus der aufgenommenen Nahrung gewonnenen Stoffe durch die Wandungen des Darmcanales sofort in den übrigen Organismus sich vertheilen. Im letzteren Falle dagegen gelangen sie als ernährende Flüssigkeit in die Leibeshöhle, oder auch von der Darmwand aus in den dort sich verbreitenden Abschnitt eines Gefässsystems. — Der Darmcanal schliesst sich meist der allgemeinen Form des Körpers an, erstreckt sich durch dessen Länge, und dehnt sich bei breitem Körper auch nach dieser Richtung aus. Der Eingang liegt in der Regel am Vorderende des Körpers immer an der ventralen Fläche. Wo ein After vorhanden, ist dieser meist am hinteren Körpertheile, und zwar bald ventral bald dorsal angebracht.

Fig. 38.

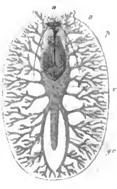


Eine Differenzirung des Verdauungsapparates in mehrere verschieden fungirende Abschnitte ist durchgehend nachzuweisen, sowie auch häufig noch Hilfsapparate zur Bewältigung der Nahrung am Eingange der verdauenden Cavität hinzutreten. Die drei Abschnitte, hier zum ersten Male vorhanden, und als Munddarm, Mitteldarm und Enddarm unterschieden, sind bei fehlendem After um den letzten vermindert. Die einfachste Form knüpft an die bei den Cölenteraten gegebenen Verhältnisse an. Sie erscheint bei Allen in der embryonalen Anlage des Organismus, unter den niederen Würmern auch bleibend, mit nur wenigen Complicationen. Sie wird dadurch vorgestellt, dass die verdauende Cavität eine blindsackartige Höhlung bildet, die nur an einer Stelle auf die Oberfläche sich öffnet. Diese Oeffnung dient zur Aufnahme der Nahrung, aber auch zur Entfernung der unverdauten Reste, sie ist Mund

Fig. 38. *Prorhynchus fluviatilis.* *o* Mund. *oe* Schlund, rüsselartig vorstreckbar. *i* Darm. *gl* Drüsen, die in den Darm münden. *c* Wimpergruben. *x* Stachel in dem über dem Schlunde gelegenen Organe, das bei *y* blindsackartig endet. *ov* Ovarium, nach vorn zu mit einigen auf verschiedenen Entwickelungsstufen befindlichen Eiern.

und After zugleich. Diese Einrichtung findet sich unter den *Plattwürmern* verbreitet, wo sie bei den Turbellarien das vorherrschende, bei den Trematoden das ausschliessliche Verhalten bildet. Eine Abtheilung der *Turbellarien* (die Rhabdocölen) zeigt den Darmcanal als einen nur in seinem vorderen Abschnitte deutlich gesonderten, durch den Körper sich erstreckenden einfachen Blindschlauch, dessen Wandungen unmittelbar mit dem Körperparenchym verbunden sind. Diese frühe Differenzirung des vordern resp. äussern Abschnittes entspricht dem bereits für die Infusorien erwähnten Verhalten. Einen andern Anschluss hieran bieten auch jene Fälle, wo ein eigentliches Darmlumen nicht existirt. Die aufgenommenen Nahrungsstoffe treten hier, wie bei Infusorien, aus dem Schlunde in Protoplasma, welches die Stelle des Darmschlauches vertritt. Die Mundöffnung, die immer ohne besondere Auszeichnung erscheint, besitzt sehr verschiedene Lagerungen, und erinnert damit an Verhältnisse, die bei den Infusorien vorkommen. Sie kann am vordern Körpertheile oder gegen die Mitte der Bauchfläche hin, endlich sogar am hintern Abschnitte angebracht sein. Sie führt in einen, nur wenigen (Schizostomeen) fehlenden, muskulösen Schlundkopf, der in vielen Fällen protractil erscheint. Er bildet den am deutlichsten ausgeprägten Abschnitt des Darmschlauches, und lässt sich in vielen Modificationen durch die meisten Abtheilungen der Würmer hindurch verfolgen. Der in verschiedener Länge in den Körper sich erstreckende Darmcanal erscheint bei manchen mehr ein beständig vorhandener Hohlraum des Leibesparenchyms, als ein spezifisch gebauter Abschnitt des Darmtracts, da er ausser einer Epithellage keine selbständigen Wandungen zu besitzen scheint.

Fig. 39.



Hieran lassen sich die *Planarien* reihen, die wegen der Verzweigungen des Darmes als *dendrocöle Turbellarien* erscheinen. Die Mundöffnung (Fig. 39. o) lagert ventral oft nahe an der Mitte. Der muskulöse Schlund der Rhabdocölen besteht auch hier (*p*) und zeigt sich häufig in ein rüsselförmiges Gebilde von bedeutender Ausdehnungsfähigkeit umgewandelt. Er führt in eine, die Mitte des Körpers einnehmende Höhle (*v*), die dem Endschlauche der Rhabdocölen entspricht, sich aber in vielfache Aeste verzweigt, die gegen den Rand des platten Körpers ihren Verlauf nehmen. Durch Verbindungen der Zweige unter einander kann sogar ein förmliches Maschenwerk entstehen (Thysanozoon). Durch die offene Verbindung der Zweige mit der Centralhöhle wird der Chymus im Körper vertheilt, und damit tritt der Darmcanal in die Function eines Gefässsystems über. — Eine ähnliche Verzweigung des Darmschlauches ist bei vielen *Trematoden* vorhanden. Der

Fig. 39. Verdauungsapparat von *Eurylepta sanguinolenta*. *o* Mund. *p* Pharynx. *v* Magen. *gv* Verzweigungen der verdauenden Cavität. *n* Nervenknoten (Gehirn).

Darm beginnt mit einer meist am vordern Körpertheile gelagerten Mundöffnung, an welcher häufig Saugnapfbildungen vorkommen (Fig. 40. *s*), und darauf folgt wiederum ein muskulöser Abschnitt (*b*), von welchem der eigentliche Darm entspringt. Dieser theilt sich am häufigsten in zwei Aeste, die nach hinten verlaufend entweder wieder mit zahlreich getheilten Zweigen in den Körper ausstrahlen (z. B. Distomum hepaticum) oder einfache Blindsäcke (*c*) vorstellen (z. B. bei Distomum flavescens, D. lanceolatum). Durch eine zweite Vereinigung der beiden Darmäste kommt eine Bildung zu Stande, wie sie auch bei einigen Planarien besteht. Seltener wird der Darm nur durch einen einzigen Blindsack (Aspidogaster, Gasterostomum) repräsentirt, der dann als eine niedere Bildungsstufe erscheint, da bei allen die Darmanlage durch einen einfachen Schlauch vorgestellt wird. Dass auch bei den Trematoden die Verzweigung des Darms nur auf eine Verbreitung des Tractes im Körper und nicht auf die Bildung heteronomer Abschnitte hinausläuft, ist sowohl aus dem gleichartigen Bau wie aus den gleichartigen Contentis ersichtlich.

Fig. 40.



Bei vielen Trematoden ist der Darmcanal während gewisser Stadien des Entwickelungscyclus (in der Redienform) nur unvollkommen gebildet, ein kurzer oder längerer Blindschlauch mit muskulösem Schlunde. Auch kann der Darm gänzlich fehlen, wobei dann die Ernährung auf endosmotischem Wege durch das Integument erfolgt. Diese durch den Parasitismus eingeleitete Rückbildung der Ernährungsorgane erreicht in anderen Entwickelungsphasen, denen stets der Darmcanal abgeht (Sporocystenform) den höchsten Grad. Der Mangel des Darmcanals wird endlich bei den *Cestoden* zur Regel, wo er selbst nicht einmal vorübergehend erscheint. Auf ähnliche Weise — durch Parasitismus — ist wohl auch den *Acanthocephalen* der Darm gänzlich verloren gegangen.

Diesen durch den Mangel einer Afteröffnung sich als niedere Zustände kundgebenden Formen des Darmrohrs stellen sich durch den Besitz eines Afters ausgezeichnete Formen schon unter den Plattwürmern gegenüber. Es gehören hieher von den rhabdocölen Turbellarien die *Microstomeen*, dann die *Nemertinen*.

Die letzteren zeichnen sich durch die Beständigkeit der Form des Darmrohrs aus, welches mit einer länglichen, hinter dem centralen Nervensysteme liegenden ventralen Mundöffnung beginnt. Ein muskulöser, bei den meisten jedoch nur wenig entwickelter Schlund führt in den seitlich vielfach ausgebuchteten Darmschlauch. Dieser füllt die Leibeshöhle zum grössten Theile aus, und wird an deren Wandungen durch Muskelfäden befestigt. Die Seitentaschen des Darmrohrs besitzen zuweilen eine regelmässige Anordnung, die man als Beginn einer Metamerenbildung deuten könnte, was hier

Fig. 40. Darmcanal von *Distomum flavescens*. *o* Mundöffnung von einem Saugnapfe *s* umgeben. *s* Bauchnapf. *b* Muskulöser Abschnitt des Oesophagus, als Pharynx erscheinend. *c* Gabelförmig getheilter Darmschlauch.

bei der gestreckten Korperform eher als bei den Planarien gerechtfertigt werden kann.

Man hat die einzelnen Abschnitte des Verdauungsapparats vielfach mit Namen belegt, die mit der Verrichtung jener Theile wenig stimmen und bei einer Vergleichung einer grossern Reihe zu vielen Inconvenienzen fuhren. Fur einen so wenig differenzirten Apparat wie der Tractus intestinalis der niederen Wurmer ist, muss ich daher auch den Gebrauch indifferenterer Namen vorziehen. Da die Function der einzelnen Abschnitte auch bei den hoheren Wurmern noch in keiner Weise festgestellt ist, erscheint es mir auch hier nicht passend, von physiologisch genauer gekannten Organismen entnommene Beziehungen ohne weiteres in Anwendung zu bringen.

Die erste Anlage des Darmrohrs erfolgt in Gestalt eines Blindsacks, der sich von der Oberfläche aus allmahlich in den embryonalen Leib einsenkt. Wir haben dann ein Verhalten, das mit dem einfachsten Zustande der Cölenteraten übereinstimmt. Diese erste Anlage soll nur dem letzten Abschnitte des Darms in spateren Stadien entsprechen. D i e i n d i e H ö h l e f ü h r e n d e O e f f n u n g i s t n i c h t d e r s p ä t e r e M u n d, s o n d e r n d i e A f t e r ö f f n u n g; der Mund und mit ihm der vordere Abschnitt des Darmrohrs entsteht erst spater und völlig unabhängig. Daraus geht hervor, dass die Mundöffnung der Cölenteraten der Analöffnung hoherer Organismen homolog ist. Wie diese Verhaltnisse bei den afterlosen Wurmern zu beurtheilen sind, scheint mir noch keineswegs sicher, denn, wenn die Mundöffnung dieser Thiere dem After der anderen Würmer entspräche, so müsste für viele Organe, z. B. die Nervencentren, ein Lagewechsel angenommen werden.

Der muskulose S c h l u n d der r h a b d o c ö l e n T u r b e l l a r i e n zeigt mehrfache Verschiedenheiten in Form und Lage. Cylindrisch ist er bei den Derostomeen; bei den Prostomeen erscheint er als einfacher Canal, der in mehrere Abtheilungen zerfallt. Ausser der seiner Wand zukommenden Muskulatur besitzt er noch besondere Muskeln durch die er vorgestreckt und eingezogen werden kann. Ob am Darm, ausser dem Epithel nicht noch eine besondere Wandungsschichte vorkommt, ist noch nicht sicher. Da bei dem Darme der verwandten Trematoden lange Zeit hindurch eine Muskelschichte gleichfalls vermisst ward, die jetzt wenn auch nur andeutungsweise erkannt ist, so möchte zu vermuthen sein, dass auch dort Aehnliches sich noch findet. Das gilt auch von den *Planarien*. Bei Geoplana hat M. SCHULTZE an den Hauptästen sowie den grössern Nebenästen des Darms eine entwickelte Muskulatur erkannt. (Abh. d. Nf. Ges. zu Halle IV. Die Formen des Schlundes wiederholen jene der rhabdocölen Turbellarien. Bei einigen ist er, aus der Mundöffnung vorgestreckt, sehr erweiterungsfähig (Planaria torva, Pl. lactea). In ansehnliche tentakelartige Lappen ausgedehnt erscheint der Rand dieses Schlundes bei Planaria (Dendrostomum) lichenoides (MERTENS, Mém. Acad. St. Petersbourg. 1838. T. II.). Auch für die Gattung Stylochus ist dieses Verhalten charakteristisch. Eine ähnliche Eigenthümlichkeit besitzen mehrere Landplanarien nach FR. MÜLLER, indem deren trompetenförmig erweiterter Schlund am Rande vielfach gefaltet ist. Der in den Darmschlauch führende Abschnitt ist zuweilen mit einer besondern Muskellage umgeben. Durch diese schliesst sich der Schlund vom Darmschlauche ab. Die Centralhöhle der letzteren weist verschiedene Formen auf. Bald ist sie weit, bald so unbedeutend, dass ihre Verzweigungen fast am Schlundende zu beginnen scheinen. In letzterem Falle sind dann mehrere grössere Hauptäste zu unterscheiden. Drei — einer nach vorne, zwei nach hinten — bestehen bei Leptoplana, wobei die beiden hinteren terminal unter einander zusammenhangen. Diese Verbindung führt zu dem bereits oben erwähnten Netzwerke der Aeste, wie es bei Thysanozoon sich findet. Doch gehen auch aus dem Netze wieder blinde Fortsätze hervor, die theils bis an den Körperrand treten, theils in die Papillen des Rückens eindringen.

Der bei den Turbellarien entwickelte muskulöse Schlund ist bei den *Trematoden* meist nur wenig ausgeprägt; er beschränkt sich immer auf einen kürzern Abschnitt, der in der Regel vom Munde entfernter liegt und nicht hervorgestreckt werden kann. In seinen Wandungen finden sich gewöhnlich zellenartige Körper. Eine besondere Modification des muskulösen Abschnittes besitzt Gyrodactylus, bei dem jener Abschnitt protractil ist, und an seinem Vorderrande acht, am eingezogenen Organe gegen einander gelegte, am hervorgestreckten Organe aus einander tretende zahnförmige Papillen trägt. Die Lebensweise der Thiere erklärt auch dieses Verhalten. — Zu den bereits oben erwähnten Formen des Darmcanals können noch einige andere gerechnet werden. Als mittlerer, mit seitlichen Aesten besetzter Schlauch erscheint der Darm bei Diplozoon. Eine Gabeltheilung des Darms, hinter welcher wieder eine Vereinigung in einen längern unpaaren Abschnitt stattfindet, besteht bei Distomum haematobium. Eine solche Verbindung des damit ringförmig werdenden Darmes besteht noch bei vielen andern. Meist laufen am Ringe wieder verzweigte Fortsätze aus. So bei Epibdella Hippoglossi, Tristomum coccineum, Polystomum integerrimum. Bei letzterem läuft ein unpaarer medianer Fortsatz vom Darmringe nach hinten. — In der Darmwand der Trematoden sind Muskelfasern beobachtet. (Leuckart, Parasit. II.) Jede Andeutung eines Verdauungsapparates fehlt bei Amphiptyches urna (G. Wagener; A. A. Ph. 1852. S. 547), wenn nicht der kurze und muskulöse Blindsack am Vorderende des Thieres als Rudiment eines Schlundes zu deuten ist. Dafür würde das bei den Bdellen sich treffende analoge Verhalten anzuführen sein.

Bei den *Nemertinen* ist ein über dem Darmcanal gelagertes schlauchförmiges Gebilde vielfach mit ersterem verwechselt worden, um so mehr als es über und vor der Mundöffnung seine Ausmündung besitzt. Es ist das der sogenannte »Rüssel« der Nemertinen, welcher später besprochen werden soll. Jedenfalls hat dieses Gebilde keine unmittelbaren Beziehungen zum Darmcanale, wenn es auch zur Bewältigung der Nahrungsobjecte behilflich ist.

§ 77.

Dieselben Abschnitte des Darmcanals, wie sie die Plattwürmer aufweisen, lassen auch die *Nemathelminthen* unterscheiden, doch kommt bei dem Vorhandensein eines Afters noch ein dritter Abschnitt, der Enddarm, hinzu. Entsprechend der Körperform bildet der Darmcanal ein langes Rohr, das in der Mitte des vordern Körperendes mit dem Munde beginnt, und näher oder entfernter vom Schwanzende mit einer ventral gelegenen Canalöffnung abschliesst. Am Schlunde treffen wir mehrfache Differenzirungen. Der vorderste Abschnitt (von Manchen als Mundhöhle oder auch als Speiseröhre bezeichnet) stellt einen engen Canal vor, dessen Wände nach hinten allmählich in einen dickwandigen Theil übergehen. Dieser ist vom übrigen Darme deutlich abgesetzt, und durch eine Muskulatur ausgezeichnet, die ihn als Saugapparat wirken lässt. Die vom Munde her diesen Abschnitt auskleidende Chitinschichte bildet nicht selten leistenförmige Vorsprünge oder zahnförmige Gebilde. Der auf den Schlund folgende Mitteldarm (auch Chylusmagen benannt), in der Regel der ansehnlichste Abschnitt, zeigt durch den einfachen Bau seiner Wandungen, die oben schon mehrfach betonte Erscheinung der Differenzirungsweise des Darmrohrs. Er wird durch eine einfache Zellenschichte gebildet, die nach Leuckart bei einzelnen (Heterakis vesicularis, Oxyuris vermicularis) noch stellenweise einen Muskelbeleg von Ringfasernetzen besetzt. Durch seitlich verlaufende Faserstränge wird dieser Darm

an die Leibeswand, in der Regel längs den Seitenlinien befestigt. Der aus dem Mitteldarm hervorgehende Enddarm ist der kürzeste Theil des gesammten Canals, vom vorhergehenden Abschnitte auch durch grössere Enge unterschieden.

Ausser den in der Anmerkung zu behandelnden Modificationen, die bei Nematoden sich treffen, sind noch höchst eigenthümliche, noch nicht völlig aufgeklärte Zustände des Darmcanals der *Gordiaceen* anzuführen. Bei Mermis führt der Mund in einen feinen Canal, dessen Wände bulbusartig sich verdicken, nach welcher Bildung der Canal alsbald längs eines schlauchförmigen Organs sich hinzieht, um an demselben zu endigen. Es hat den Anschein, als ob es sich hier um Bildung eines Schlundes handelt, der jedoch rudimentär bleibt, sowie auch der ganze Mitteldarm nicht entwickelt ist. Vielleicht liegt hier eine analoge Rückbildung vor, wie bei Gordius. Das ziemlich einfache, durch die Länge des Leibes sich erstreckende Darmrohr bleibt nur für die Dauer des parasitischen Lebens bestehen und erleidet dann eine Rückbildung, die sogar durch eine gänzliche Obliterirung der Mundöffnung sich äussern kann.

Fig. 41.



Die Mundöffnung der *Nematoden* wird häufig von warzenartigen Vorragungen umgeben, die für die einzelnen Abtheilungen charakteristische Formen zeigen; in einer napfartigen Vertiefung liegt die Mundöffnung von Cucullanus. Ueber die Mundorgane der Nematoden vergl. Wedl, W. S. XIX. S. 122. Der als Schlund bezeichnete Abschnitt des Darmtractes zeigt longitudinale und radiäre Muskelfasern, und diese bilden die erwähnte Anschwellung. Die Radiärfasern wirken als Erweiterer des Lumens und bedingen so die Saugwirkung des Organs, während der meist muskellose übrige Darm dabei sich passiv verhält. Durch die Muskulatur des Schlundes werden auch die als Verdickungen der Chitinauskleidung erscheinenden Zähnchen etc. in Thätigkeit gesetzt, wie sie besonders den Gattungen Oxyuris, Oxysoma, Heterakis, Leptodera u. a. zukommen. Die muskulöse Verdickung des Schlundes nimmt sehr wechselnde Stellen ein. Auf sie folgt noch ein dem Schlunde zugehöriges Stück, welches der Muskeln entbehrt und in der Beschaffenheit seiner zelligen Wände drüsige Eigenschaften vermuthen lässt. Eine solche Theilung des Schlundes in zwei Abschnitte ist nicht selten. Es kann dadurch eine kürzere (Ascaris mystax) oder längere drüsige Strecke (z. B. Cucullanus) gebildet werden, so dass der gesammte Schlund den Mitteldarm an Länge übertrifft. Die grössere Entfaltung des Schlundes erscheint als ein embryonaler Zustand, da sie in Jugendzuständen immer beträchtlicher ist. Am bedeutendsten ist dieser Abschnitt bei Trichocephalus und Trichina. Der muskulöse Abschnitt erscheint hier ganz rudimentär, dagegen ist der andere Abschnitt um so beträchtlicher. Er stellt einen sehr engen Chitincanal vor, der durch eine Reihe grosser, durch Einschnürungen von einander abgesetzter Zellen excentrisch hindurch tritt. Der Canal liegt fast an der Oberfläche der Zellen, und es hat den Anschein, als ob letztere ihm fremd wären. Doch

Fig. 41. Darmcanal eines Nematoden.

beruht die ganze Bildung offenbar nur auf einer einseitigen Entwickelung der Zellen, und der Chitincanal ist das Product der letzteren. Was den Mitteldarm betrifft, so zeigt dieser gewöhnlich gegen den Schlund eine Einschnürung. Die Wand des Mitteldarms bietet in ihrer Zusammensetzung aus Zellen vielfache Verschiedenheiten dar. Bald ist es nur eine einzige Zellenreihe, von der übrigens noch ungewiss ist, wie sich zu ihr das Darmlumen verhält, bald sind es zwei (Strongylus) oder mehrere Reihen, oder endlich trifft sich auf dem Querschnitt eine grössere Anzahl. Im letztern Falle besitzen die Zellen eine Cylinderform (Ascaris). Mehr platt, pflasterförmig, sind sie bei Verwendung einer Minderzahl. Mit dieser Zellenschichte stehen gleichfalls Cuticularbildungen in Verbindung. Diese stellen theils eine äussere structurlose Membran vor, nach Art einer Tunica propria sich verhaltend, theils bilden sie auch noch eine innere Cuticularschichte, welche von feinen Porencanälen durchsetzt wird. Am vordern Theile dieses Mitteldarms kommt bei einzelnen Arten eine blindsackartige Ausstülpung vor.

Die Verhältnisse des Darmcanals der Gordiaceen bedürfen noch mancher Aufklärung, um selbst als Rückbildungen verständlich zu sein. Die Untersuchung jüngerer Zustände dürfte jene Aufklärung am ehesten geben. Von den abweichenden Ansichten sei nur die eine erwähnt, dass bei Gordius von Schneider eine Mundöffnung in Abrede gestellt wird, während sie Meissner behauptet, sogar abgebildet hatte. Aehnliche Differenzen bestehen auch über Mermis. (Vergl. hierüber Meissner's Darstellungen. Z. Z. V. S. 207. VIII. S. 1. Ferner Schneider, A. A. 1860. S. 243.) Am meisten scheint die Frage über den Darmcanal dieser Thiere durch Grenacher's Arbeit über Gordius gefördert zu sein, der ich oben gefolgt bin. Die Rückbildung des Darmrohrs mit dem Aufgeben des parasitischen Lebens und der Rückkehr in einen freien Zustand scheint paradox, da wir sonst während des freien Lebens die Ausbildung, während des schmarotzenden die Rückbildung des Darmrohrs antreffen. Für Gordius liegen aber doch die Verhältnisse anders, wie auch schon die Aufeinanderfolge der beiden Zustände umgekehrt statt hat. Der für den Parasitismus ausgebildete Darmcanal hat mit dem Aufhören des Parasitismus keine Bedeutung mehr, und erliegt mit dem Ende seiner Function der regressiven Metamorphose. Dabei entwickelt sich der Geschlechtsapparat, wohl auf Kosten des schwindenden Darmes und des reichen »perienterischen Bindegewebes«, dessen Vorkommen bei Gordius vielleicht aus diesen Beziehungen erklärt werden kann. Der auf den Parasitismus folgende freie Zustand ist also vorzüglich auf die Geschlechtsfunction gerichtet anzusehen, und hat keine Bedeutung mehr für die Ausbildung oder das Wachsthum des Körpers, welches schon während des vorhergehenden Zustandes besorgt wurde. —

Bei den *Chätognathen* verhält sich der Darmcanal ziemlich einfach. Borstenartige Gebilde, welche reihenweise seitlich an der Mundöffnung angebracht sind, wirken als Greiforgane. In der ganzen Länge findet eine Befestigung des Darms mit der ventralen und dorsalen Medianlinie der Leibeswand statt, und zwar oben durch ein Längsband, unten durch zahlreiche zum Theil verästelte Fäden. Von dem die weiblichen Geschlechtsorgane bergenden letzten Abschnitte des Körpers wendet sich das Darmende zur Afteröffnung an der Bauchfläche herab.

§ 78.

Mit einer scharfen Sonderung in die drei primitiven Abschnitte verbinden sich bei den *Bryozoën* höchst einfache Zustände der Ernährungsorgane. Die von den Tentakeln umstellte, oder doch in Mitte der dieselben tragenden Lappen gelagerte Mundöffnung führt gerade abwärts in ein Munddarmstück (Fig. 12. *A. oe*), welches bei Einigen erweitert, oder auch an einer

Stelle durch Bildung zahnartiger Vorsprünge an einen Kaumagen umgewandelt ist (Bowerbankia, Vesicularia). Ein bei einer Abtheilung vorhandener beweglicher Vorsprung über dem Eingang des Mundes hat zur Unterscheidung von zwei Gruppen, Phylactolaemata und Gymnolaemata, Anlass gegeben. Von dem noch mit Cilien bekleideten Munddarm setzt sich durch eine Einschnürung der zweite Abschnitt als Mitteldarm (v) ab. Dieser fungirt als Magen, und bildet einen meist weit in die Leibeshöhle hinabsteigenden Blindsack. Eingangs- und Ausgangsöffnung dieses Magens (als Cardia und Pylorus unterschieden!) liegen meist dicht neben einander. Zuweilen nimmt der Pylorustheil eine tiefere Lage ein. Aus einer Verengung des letztern setzt sich der Enddarm, neben dem Munddarm emporsteigend, zum After (*B a*) fort, der zwar der Mundöffnung nahe, aber immer unter und ausserhalb des Tentakelkranzes gelagert ist. Zuweilen bietet auch der Enddarm noch eine Erweiterung dar (Flustra).

Fig. 42.

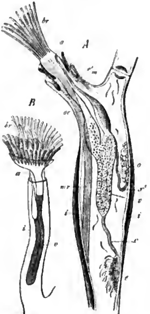


Fig. 42. Organisation von *Bryozoen*. *A. Plumatella fruticosa*. *B. Paludicella Ehrenbergi*. *br* Tentakelformige Kiemen. *oe* Munddarm. *v* Magen. *r* Enddarm. *a* Afteröffnung *i* Korperhülle (Gehäuse). *x* Hinterer, *x'* vorderer Strang, an dessen Insertion an der Korperwand die Geschlechtsproducte sich entwickeln. *t* Hoden. *o* Ovarium. *m* Rückziehmuskel des vorderen Abschnittes der Korperhülle. *mr* Hauptrückziehmuskel. (Nach ALLMAN.)

Als accessorische Organe der Ernährung fungiren die wimpernden Tentakel, durch welche den festsitzenden Thieren mit dem wechselnden Wasser Nahrung zugeführt wird.

Als blindgeendigter Schlauch erscheint der Darm von *Loxosoma*.

Der Darmcanal der *Räderthiere* bietet noch einestheils Anschlüsse an die den Plattwürmern zukommenden Einrichtungen dar, indem der Enddarm nicht bei allen sich ausbildet, und dann der ganze Darm aus dem Munddarm und Mitteldarm besteht, andrerseits werden aber auch Einrichtungen getroffen, welchen wir eine höhere Stellung einräumen müssen. Der Munddarm ist nämlich an seinem vordersten Abschnitte durch den Besitz von Kauwerkzeugen ausgezeichnet. Er beginnt mit dem unter dem Wimpersegel liegenden Munde, und ist von dem (gewöhnlich als »Magen« bezeichneten) Mitteldarm durch geringere Weite unterschieden. Wo aus dem Mitteldarm noch ein Enddarm sich fortsetzt, begiebt er sich zur Dorsalfläche des Körpers, um in einen mit der Ausmündung

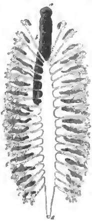
des Excretions- und Geschlechtsapparats gemeinschaftlichen Raum, die Cloake, sich zu öffnen. Durch diese Anordnung des Darmrohrs giebt sich eine Eigenthümlichkeit der Räderthiere zu erkennen, welche sie nicht blos von den meisten Würmern, sondern auch von den sonst in manchem an sie erinnernden Arthropoden abgrenzt.

Die Metamerenbildung des Körpers der *Ringelwürmer* beeinflusst das Verhalten des Darmrohrs, doch zeigen sich hier auch mancherlei andere Differenzirungen, die mehr mit der veränderten Lebensweise in Einklang stehen. Stets communicirt der Darm mit zwei Oeffnungen, Mund und After, nach aussen. Die erste Anlage des Darmcanals ist eine blindsackförmige Einstülpung. Der afterlose Zustand wird also hier in einem frühern Entwickelungszustand durchlaufen, während er bei den meisten Plattwürmern ein dauernder ist. In engerem Anschlusse an die Plattwürmer erscheint der Darmcanal der *Onychophoren*, an dessen Schlundstück zwei Abschnitte, ein vorderer weiterer und ein hinterer engerer, ausgebildet sind. Der Mitteldarm bildet ein einfaches Rohr, dessen Ende in einen kurzen engen Enddarm sich fortsetzt. So einfach verhält sich der Mitteldarm auch bei manchen *Hirudineen*, während der bei einigen protractile Schlund grössere Complicationen ergiebt, bei andern in Bewaffnung des Einganges mit Chitinleisten, Anfänge von Kieferbildungen aufweist. Bei der Mehrzahl dagegen ist der Mitteldarm mit taschenartigen Ausbuchtungen besetzt, von welchen die beiden letzten zuweilen als längere Blindschläuche (Fig. 43. *c*) an dem engern Enddarme bis ans Körperende hinablaufen (Clepsine, Haemopis). Diese sind die einzigen Cöcalbildungen am Darme von Aulacostomum. Bei anderen sind diese Darmblindsäcke nur durch Einschnürungen angedeutet. In allen Fällen entsprechen diese Einrichtungen der auch am Nervenstrange ausgedrückten Metamerenbildung. Durch Verästelung der Blindschläuche (Clepsine) findet eine Annäherung an die dendrocölen Plattwürmer statt.

Fig. 43.



Fig. 44.



Eine Trennung des Munddarms in mehrere oft sehr verschiedene Abschnitte ist fast durchgehends bei den Anneliden der Fall. Es macht sich daran besonders ein mittlerer Abschnitt durch stärkeren Muskelbeleg bemerkbar, der vom Mitteldarm durch ein bald längeres bald kürzeres Stück getrennt ist. Unter den *Scolemen* ist der auch als »Muskelmagen« oder musku-

Fig. 43. Darmcanal von *Sanguisuga*. *o* Schlund. *c* hinteres Blinddarmpaar. *a* Analöffnung.

Fig. 44. Darmcanal von *Aphrodite*. *a* vorderer Theil. *b* mittlerer (muskulöser) Theil des Munddarmes. *c* verzweigte Cöcalanhänge des Mitteldarms. *a* Analöffnung.

löser Abschnitt des Pharynx bezeichnete Theil sehr mächtig entwickelt bei Lumbricus. Er nimmt hier das Ende des Munddarmes ein. Weiter gegen die Mitte des letzteren findet er sich bei den meisten *Chätopoden*, und zeigt häufig einen Besatz von Zähnchen oder einen complicirten Kieferapparat. (S. Fig. 45.) Sehr mächtig ist dieser Abschnitt entwickelt bei den Aphroditeen. Er kann wie bei noch vielen anderen Raubanneliden (Phyllodoce, Glycera u. a.) hervorgestreckt werden, wobei dann der vordere Abschnitt, sich umstülpend, an die Aussenfläche dieses »Rüssels« zu liegen kommt.

Fig. 45.



Der vordere muskulöse Abschnitt des Munddarmes ist immer durch Länge ausgezeichnet, wo er hervorstreckbar ist. In letzterer Beziehung existiren die mannichfaltigsten Abstufungen. Die ganze Einrichtung ist rückgebildet bei den Tubicolen, wozu bereits Arenicola den Uebergang bildet. Der Munddarm ist bei letzerer wenig, bei ersteren gar nicht mehr vorstreckbar. — Der dritte Abschnitt des Munddarms ist bei den Scoleinen wenig ausgebildet, mehr bei den Chätopoden. Häufig erscheint er mit ein Paar Blinddärmen besetzt. (Syllis, Arenicola.)

Der Mitteldarm bildet den grössten und auch den gleichmässigsten Abschnitt des gesammten Darmrohrs. Er verläuft meist ganz gerade, seltener in Windungen oder Schlingen gelegt. Indem von der Leibeswand her muskulöse Lamellen oder auch einzelne Fäden von der Grenze der einzelnen Metameren an ihn herantreten, wird er nicht nur dadurch befestigt, sondern auch in einzelne den letzteren entsprechende Abschnitte gegliedert, die häufig ausgebuchtet sind. Solche Ausbuchtungen sind, ähnlich wie bei den Hirudineen, zu grösseren Anhängen entwickelt in der Familie der Aphroditeen, wo sie sogar wiederum Verzweigungen darbieten können (Fig. 44. *c*). Den kürzesten Abschnitt stellt in der Regel der Enddarm vor, der selten eine mittlere Erweiterung besitzt und meist ohne scharfe Grenze aus dem Mitteldarme sich zur Analöffnung fortsetzt. Bei einigen, wie bei den Tubicolen und bei Arenicola, erscheint er von ansehnlicher Länge.

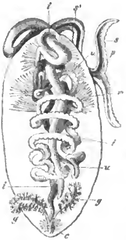
Mit dem Verhalten des Anneliden-Darmrohrs stimmt auch das von *Myzostomum* überein. Der Munddarm wird durch einen langen protractilen Rüssel vorgestellt, der in einen erweiterten Mitteldarm leitet. Von diesem aus begiebt sich ein engerer Enddarm zur Afteröffnung. Verästelte Blindsäcke verbreiten sich von beiden Seiten des Mitteldarms aus durch den Leib.

Bei den *Gephyreen* erscheinen die drei für den Darmcanal der Würmer wichtigen Abschnitte meist nur während der Jugendzustände deutlich (vergl. oben Fig. 32. *C.*); bei einzelnen auch noch später (Priapulus), während bei anderen mit dem Auswachsen des Darmrohrs in die Länge die Trennung weniger bemerkbar ist. Er bildet dann meist ein den Körper mehrfach na

Fig. 45. Kieferapparat einer Eunicee (Lysidice). *a—e* Paare von Kiefertheilen. (Nach Milne-Edwards.)

Länge übertreffendes Rohr, dessen Caliber nur geringe Verschiedenheiten aufweist. Es ist entweder in mehrfache Längsschlingen gelegt, die zum Theil sich spiralig um einander winden, und dann findet sich der After an der Rückenfläche des Thieres (Sipunculus, Phascolosoma), oder der Darm (Fig. 46. *i*) steigt ohne bedeutende Längsschlingen mit vielen kürzeren Windungen zum Hinterleibsende hinab, um in den dort befindlichen After überzugehen (Echiurus, Bonellia). Während die letzteren durch die terminale Lage des Afters mit den übrigen Würmern mehr übereinstimmen, scheinen die Sipunculiden sich weiter davon zu entfernen. Es ist aber zu berücksichtigen, dass die Lage des Afters bei vielen Würmern, bei allen Hirudineen z. B., deutlich dorsal ist, und dass auch bei vielen Anneliden im Larvenzustande ein solches Verhalten unverkennbar sich darstellt. Da nun mit letzteren Larvenformen die Larven der Sipunculiden vielfach übereinstimmen, so ist schon darin die Verwandtschaft erkennbar, und man hat nur den embryonalen Zustand sich in dem einmal gegebenen Verhalten weiter fortbildend vorzustellen, um von da aus das Verhalten bei Sipunculiden sich abzuleiten.

Fig. 46.



Die rudimentäre Bildung des Darmcanals bei den *Rotatorien* muss als eine Rückbildung beurtheilt werden. Das Fehlen des Enddarmes betrifft Arten der Gattung Notommata, wie zuerst von Dalyell gefunden ward. Eine noch geringere Ausbildung erleidet der Darmcanal bei den Männchen derselben Gattung (auch bei Hydatina), wo dieses Verhalten ganz zweifellos als eine Rückbildung erscheint. (Vergl. Organe der Fortpflanzung.) Die Lage des Mundes zum Wimpersegel ändert sich da, wo letzteres in tentakelartige Fortsätze umgebildet ist (Stephanoceros, Floscularia). Hier liegt der Mund in Mitte des von diesen »Tentakeln« gebildeten Trichters. Bei tubicolen Räderthieren ändert sich die Lage des Afters resp. der Cloakenöffnung, sie rückt gegen den Vordertheil des Leibes vor, am weitesten bei Conochilus, wo sie gerade dem Munde gegenüber sich findet.

Für *Peripatus* ist hervorzuheben, dass der Mund mit zwei an seinem Eingange stehenden Haken ausgestattet ist, die aber nicht wie bei Anneliden gegen einander, sondern beide einander parallel gerichtet sind. — Bei den mit Kieferbewaffnung versehenen *Hirudineen* bestehen für letztere zweierlei Formen. Die eine besteht in drei Längsleisten, die mit bogenförmiger aber fein gezähnelter Kante in den Anfang des Schlundes (Pharynxhöhle) vorspringen. An sie setzt sich ein Muskelapparat, der sie in sägeförmige Bewegungen bringt. Sie finden sich bei den eigentlichen Blutegeln (Hirudo, Haemopis,

Fig. 46. Darmcanal von *Bonellia*. Der Rüssel des Thieres ist in mehre Windungen gelegt, so dass er nicht vollkommen sichtbar ist. *p* Vorderende des Rüssels. *s*, *s'* Rüsselrinne. *i i* Darmcanal. *m* Mesenterialfäden (nur am vorderen Theile des Darmes gezeichnet). *g* Excretionsorgane. *c* Cloake. *u* Uterus. *m* Fäden zur Befestigung des Darmes. (Nach Lacaze-Duthiers.)

etc.). Bei der andern Form bestehen zwei ungezähnelte Kieferplatten (Branchiobdella), eine dorsal, eine ventral gelagert. Diese Kiefer fehlen den mit einem »Rüssel« versehenen Egeln, wie Clepsine, Haementeria, Branchellion, Pontobdella, Piscicola u. a., der Rüssel liegt mit seinem vordern Theile ganz frei in der Schlundhöhle, an deren Grunde er mit ihr zusammenhängt. Ein besonderer Muskelapparat dient zum Rückziehen dieses Theils. Das Endstück des Munddarms bildet bei Haementeria ein dünnes gekrümmtes Rohr, während derselbe Abschnitt bei den übrigen continuirlich in den Mitteldarm sich fortsetzt. Piscicola zeigt ihn hinten mit Ausbuchtungen besetzt, gleich jenen des Mitteldarms. Bei ihr wie bei anderen Rüsselegeln ist der Enddarm durch eine sphincterartige Bildung vom Mitteldarm abgesetzt. Ein gerades Rohr stellt der letztere bei Malacobdella vor, auch bei Nephelis, wo er jedoch, wie bei Branchiobdella, einige Einschnürungen erkennen lasst. Bei Pontobdella erscheint der Mitteldarm zwar äusserlich glatt, allein im Innern bestehen dennoch Scheidewände von Stelle zu Stelle, und bilden so einen Uebergang zu den auch äusserlich wahrnehmbaren Cöcalbildungen. Die Zahl der letzteren ist verschieden. 10 bei Piscicola, 9 bei Hirudo, 6 bei Clepsine, welch' letztere auch noch an dem durch bedeutende Länge ausgezeichneten Enddarme Aussackungen besitzt. Aehnlich verhält sich Piscicola, deren langer Enddarm gleichfalls vier Paar Blindsäcke trägt, und überdies noch eine Erweiterung vor dem After (Leydig). Zugleich besteht bei derselben Gattung wie bei Haementeria, eine bestimmtere Scheidung zwischen Mittel- und Enddarm durch einen deutlichen Sphincter. All' diese Anhänge fungiren als einfache Erweiterungen des Darmrohrs, als Behälter für grosse Quantitäten aufgenommener Nahrung (bei den meisten Blut), welche allmählich der Verdauung unterworfen wird.

Die Rüsselbildung der *Anneliden* ist von jener der Hirudineen nicht wesentlich verschieden. Sein vorderes Ende liegt gleichfalls frei in der Mundhöhle. Bei den Scoleinen scheint ein vorstreckbarer Rüssel zu fehlen. Bei den Gymnocopen (Tomopteris) ist ein solcher beobachtet, und wird durch den muskulösen Abschnitt des Munddarms vorgestellt. Er ist häufig durch Papillen und andere Sculpturen ausgezeichnet (Sylliden), welche die Stelle einer Schlundbewaffnung vertreten, aber auch mit einer solchen combinirt vorkommen können. Die Papillen finden sich dann am Ende des vorgestreckten Rüssels (Polynoe, Nephthys), kleinere Tuberkel können auch die Aussenfläche besetzen (Phyllodoce, Nereis). Die Schlundbewaffnung steht immer mit dem muskulösen Theile des Munddarmes in Zusammenhang. In diesem Abschnitte liegen bei den Nereiden zwei horizontal gegen einander gerichtete, bald einfach hakenförmige, bald gezähnelte Kieferstücke. Vier solche, paarweise verbunden, kommen bei den Aphroditeen vor, und sind besonders bei Polynoe entwickelt. Am mächtigsten ausgebildet ist dieser Apparat bei den Euniceen. Er besteht aus einem Paar grösserer Kieferhaken, die von kleineren gefolgt sind. Sie treten beim Ausstülpen des Rüssels auseinanderweichend hervor, um beim Einziehen sich wieder zu schliessen. So bilden sie einen mächtigen Greifapparat. (Vergl. Audouin und Milne-Edwards l. c.)

Als Homologa dieses Apparats erscheinen die Kauwerkzeuge der *Räderthiere*, welche gleichfalls aus paarigen, horizontal gegen einander gerichteten Kieferstücken bestehen. Nach den einzelnen Gattungen und Arten sehr mannichfaltig, zeigen sie das Gemeinsame, dass sie als Fortsatzbildungen der Chitinauskleidung des erweiterten Schlundstückes sich darstellen.

Der Mangel von Greifapparaten wird bei den Tubicolen durch die Kopfanhänge compensirt, welche durch ihre Wimperbekleidung, sowie durch eigene Bewegung einen Strudel erzeugen, der dem Thiere auch Nahrungsstoffe herbeiführt.

Die Differenzirung des Munddarms zeigt sich bei den *Sylliden* in einem mit der Fortpflanzungsweise zusammenhängenden Verhalten. Einfacher sind nach Claparède (Glanures S. 66) in Bezug auf diese Organe die geschlechtlichen Formen, die durch

sprossung an ungeschlechtlichen Individuen entstanden sind. Sie entbehren nicht blos des Rüssels, sondern auch des muskulösen Vormagens. Doch darf von da aus kein Schluss auf die Geschlechtlichkeit gezogen werden, da bei den eines Generationswechsels entbehrenden Sylliden, die also geschlechtlich sich entwickeln, jene Theile gleichfalls vorkommen. Es kann hieraus ersehen werden, dass Rüssel und Vormagen Organe sind, die bei der Embryonalanlage aus dem Eie sich bilden, und nicht durch Differenzirung des der sprossenden Syllidenkette gemeinsam angehörenden Darmstückes.

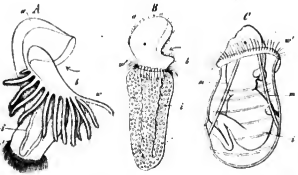
Der embryonale Zustand einer schärfern Trennung der drei primitiven Darmabschnitte erhält sich bei manchen Anneliden, und macht sich besonders durch grössere Weite des Mitteldarms geltend, der einen magenartigen Abschnitt vorstellt. Der um vieles engere aber lange Enddarm verläuft dann entweder gerade (Arenicola), oder er bildet vorher eine Schlinge (Siphonostomum, Terebella). Auch der als Rüssel vorstreckbare Vorderabschnitt des Munddarms kann bei grösserer Länge schlingenförmig aufgereiht sein (Pterosyllis, Claparède, Beobacht.). — Ueber den Darmcanal von Myzostoma vergl. Loven, A. Nat. 1842. S. 304. Ferner O. Schmidt, W. S. XXIII. S. 347, auch Semper, Z. Z. X. S. 48. — Windungen des Darmcanals bestehen ferner bei den Pherusеen (Siphonostomum Dujardinii), indem hier das aus einer magenartigen Erweiterung hervortretende engere Darmstück sich um letztere mehrfach herumwindet. Der erweiterte Abschnitt ist zugleich an seinem Anfange mit zwei weiten assymetrisch gelagerten taschenförmigen Anhängen versehen. (Vergl. Quatrefages, Ann. sc. nat. III. XII. S. 296.)

Bei den *Gephyreen* finden sich am Anfange des Tractus intestinalis sehr mannichfaltige in ihren Beziehungen noch wenig gewürdigte Einrichtungen. Sie können aus den bekannten Larvenformen eine Erklärung finden. Bei den Larven von Phascolosoma sehen wir die Mundöffnung dorsal überragt von zwei an der Wurzel verbundenen Lappen (Fig. 47. *Ba*), die mit Cilien besetzt sind. Diese Organe erscheinen bei den meisten als vergängliche Gebilde. Bei Phascolosoma minutum (Z. Z. XII. S. 40. Taf. III. 8—10) bleiben sie in den ursprünglichen Beziehungen bestehen. Bei demselben Thiere, welches für das Verständniss der Gephyreen höchst wichtig ist, finden sich noch fünf kürzere wimpernde Fortsätze, welche den Mund ventral umstehen und die ersterwähnten Lappen zum Theile umschliessen. Bei den Larven ist an dieser Stelle nur ein einziger medianer Fortsatz (*b*) ausgebildet. Von diesen beiderlei Bildungen aus können Verhältnisse anderer Gephyreen beurtheilt werden. Die beiden ersten wie Tentakel erscheinenden Lappen müssen als Anlage des Rüssels aufgefasst werden, wie er bei Thalassema und Bonellia (vergl. oben Fig. 46. *p*) besteht. Denke man sich die den Mund dorsal umgebende Basis jener Lappen auswachsend, und zugleich die ursprüngliche Rinnenform beibehaltend, so wird es nicht schwer sein zu verstehen, dass daraus der sogenannte Rüssel der beiden Obengenannten hervorgehen wird.

Die Tentakel des Ph. minutum entsprechen also dem rüsselförmig verlängerten obern Mundrande. M. Müller hat sie bei der Larve von Phascolosoma als Oberlippe richtig bezeichnet. Die Furche auf der Ventralfläche des Rüssels setzt sich bei Bonellia auf die beiden Lappen fort, die gleichfalls in ihrem ursprünglichen Verhalten fortbestehen. Bei Thalassema erscheint zwischen beiden noch ein dritter Lappen. (M. Müller, De vermibus quibusdam etc.) Als eine rudimentäre Bildung ist das Vorkommen eines kleinen dorsalen, unmittelbar über dem Gehirne liegenden Lappens anzusehen. — Als den Ausgangspunkt eines anderen Apparates betrachte ich die kleineren gleichfalls bewimperten Fortsätze, welche bei Phascolosoma minutum den Mund umstehen. Würden sie weiter entwickelt sein, so würde man sie in ganz ähnlichem Verhalten finden, wie Claparède die Tentakel eines jungen Sipunculiden darstellt (A. A. Ph. 1861. S. 538. Auch Schneider's Angaben, A. A. Ph. 1862. S. 47. gehören hieher). Eine Differenz besteht aber darin, dass jene Tentakelanfänge bei Ph. minutum ventral ent-

wickelt sind, während sie bei jenem Sipunculid ventral weniger ausgebildet scheinen. Möglich ist, dass die fehlende dorsale Ausbildung bei Ph. minutum mit dem Vorhandensein der Oberlippe (des Rüsselaequivalentes der Thalassemen und Bonellien) zusammenhängt. doch bleibt noch eine andere wichtigere Beziehung, nämlich zu dem gleichfalls ventral stehenden Tentakelkranze von Actinotrocha (SCHNEIDER, l. s. c.) (vergl. Fig. 47. *A. b*), aus welchem die Tentakel des aus jener Larvenform entstehenden Sipunculiden (?) hervorgehen. Da der Uebergang von Tentakeln der Actinotrocha in das Sipunculid beobachtet ist, so scheint mir gegen die Deutung der an gleicher Stelle sich findenden Fortsätze kein Bedenken zu bestehen. Es würde dann auch die wimpernde Unterlippe von Phascolosomalarven (Fig. 47. *B. b*) dem unter ganz gleichen Verhältnissen zum Munde sich darstellenden »Räderorgan« der Actinotrocha entsprechen. Die Unterlippe würde den gering entfalteten, das Räderorgan den hoch entwickelten Zustand eines und desselben Apparates bilden. Dass dann der Kopfschirm der Actinotrocha der Oberlippe der Phascolosomalarve homolog ist, dürfte keinem Zweifel unterliegen. Der merkwürdige Vorgang des Entwickelungsprocesses eines Sipunculiden (?) aus der Actinotrocha beruht im Wesentlichen darin, dass ein ventrales Auswachsen des Larvenkörpers stattfindet, wobei die Analöffnung ihre Lage allmählich ändert, indem sie dorsal gegen den Vordertheil des Leibes bis dicht unter den Tentakelkranz vorrückt. Erwägt man hiebei,

Fig. 47.



dass wohl Theile der Larve schwinden, aber nicht ohne weiteres abgeworfen werden, so erscheint der ganze Process keineswegs so weit von der Entwickelung anderer Gephyreen entfernt, dass man ihn dem gewisser Echinodermen zur Seite stellen könnte. Nach SCHNEIDER sollen die Tentakel des in der Actinotrocha entstandenen Sipunculiden vergängliche Gebilde sein, die, nachdem der Wurm den Bau einer Röhre begonnen, abfielen. Es würden dann aber nochmals neue entstehen müssen, da am ausgebildeten Thiere solche vorkommen. Ausser bei Sipunculus finden sich deren noch bei Phascolosoma. Bei letzteren sind sie einfache Blindschläuche, indess sie bei den ersteren häufig verästelt erscheinen. Der diese Tentakel tragende Anfangstheil des Munddarmes kann nach innen zurückgezogen werden. Der retractile auch bei Priapulus u. a. bestehende Abschnitt bildet mit dem vordern in der Regel schlankern Körpertheile, der beim

Fig. 47. Larven von Gephyreen. *A Actinotrocha*. *B* Larve von *Phascolosoma*, *C* von *Sipunculus*. *a* Kopflappen (Oberlippe). *b* Unterlippe. *w'* Wimperkranz. *i* Darmcanal. *m* Muskelbänder.

Zurückziehen des Munddarmes sich nach innen einstülpt, den sogenannten Rüssel, der also bei den Sipunculiden ein dem gleichnamigen Organe der Bonellien und Thalassemen ganz fremdes Gebilde ist. Das Einziehen des Rüssels besorgen besondere Muskeln, welche weit hinten an der Körperwand ihren Ursprung nehmen und zum Munddarme nach vorne verlaufen. Vier solcher Muskeln bestehen bei Sipunculus. Die Mundöffnung wird von einem bei den Sipunculiden und Priapeln sehr entwickelten Zahnapparate umgeben, dessen Spitzen gegen einander stehen. Von da aus setzen sich Reihen kleinerer Zähne, die Wand des Munddarmstückes bekleidend, fort. Sie gehören sämmtlich zu den chitinisirten Cuticularbildungen. Die Verbindung des Darmcanals mit der Leibeswand wird durch einzelne quer ausgespannte Fäden (bei Bonellia Fig. 46. *m*. Sipunculus u. a.), oder durch eine zusammenhängende nach Art eines Mesenteriums sich verhaltende Membran (Echiurus), bewerkstelligt. —

Bezüglich des feineren Verhaltens der Darmwandung der Annulaten und Gephyreen ist zu bemerken, dass durchgehend eine Muskelschichte besteht, auf welche nach innen zuweilen noch eine besondere Membran folgt, der das Epithel aufgelagert ist. Dass an einzelnen bestimmten Abschnitten die Muskelschichte bedeutender entwickelt ist, wurde bereits hervorgehoben. An diesem muskulösen Abschnitte des Munddarms sind von Leydig bei Scoleinen (Phreoryctes) Querstreifungen der Muskelfasern nachgewiesen worden. Sehr wenig mächtig ist die Muskelschichte am Mitteldarme der Hirudineen, so dass hier der Hautmuskelschlauch, der ohne Dazwischentreten einer Leibeshöhle mit dem Darmcanale in näherer Beziehung steht, für Erweiterung oder Verengerung des Darmlumens thätig auftreten kann. — In grosser Verbreitung trifft sich bei den Anneliden eine Wimperauskleidung des Darmes, und zwar am häufigsten im Mittel- und Enddarme. Hin und wieder kommt sie auch dem Munddarme streckenweise zu

§ 79.

In ganz eigenthümlicher Weise erscheint der Ernährungsapparat der *Tunicaten*, indem bei diesen der vordere Abschnitt in einen weiten Sack umgewandelt erscheint, dessen Wandungen der Athmung dienen. Erst im Grunde dieses Sackes liegt die in den Darmcanal führende Mundöffnung. Dieses bei den *Ascidien* am deutlichsten ausgesprochene Verhalten beruht also auf einer Differenzirung des vordersten Theiles des Darmcanals, der nicht mehr ausschliesslich zur Aufnahme der Nahrung dient, vielmehr in ganz andere Functionen eintritt, ähnlich wie auch bei *Balanoglossus* ein respiratorischer Abschnitt am vordersten Theile des Tractus sich vorfindet. Wenn wir diese Auffassung der Beurtheilung des Baues der Ascidien zu Grunde legen, so wird die primitive Mundöffnung nicht erst der im Grunde des Athemsackes befindliche Eingang zum Darmrohre sein, sie wird vielmehr durch die Mündung der Athemhöhle selbst vorgestellt sein müssen. Nur bei den Ascidien wie bei den Appendicularien erhält sich dieser einfachere Zustand. Bei den Salpen und bei Doliolum gehen aus dem respiratorischen Abschnitte des Tractus intestinalis andere Einrichtungen hervor, welche ohne die Vergleichung mit den Ascidien ganz unvermittelt erscheinen, und bei den Athemorganen näher besprochen werden sollen. Da wir diese Zustände von den Ascidien ableiten, so wird es begreiflich sein, dass der Eingang in den nach Abgliederung der Athemhöhle ausschliesslich der Verdauung dienenden

Theil des Darmrohrs niemals unmittelbar an der Körperoberfläche, sondern immer in dem aus der Athemhöhle der Ascidien gegebenen Raum wird liegen müssen.

Bei allen Tunicaten sind die drei schon vorhin unterschiedenen Darmabschnitte ausgeprägt, und der Mitteldarm gibt sich fast immer als eine Erweiterung zu erkennen. Der Enddarm tritt nur bei den Appendicularien direct zur Körperoberfläche, bei den übrigen Tunicaten öffnet er sich in eine Auswurfshöhle (Cloake) (z. B. bei den Ascidien), oder in den einer solchen entsprechenden Abschnitt der Athemhöhle (Salpa, Doliolum). Bei den zusammengesetzten Ascidien (Ascidienstöcken) sind die Auswurfsöffnungen einer Anzahl von Einzelthieren unter einander vereinigt, und stellen so eine gemeinsame Cloake vor. Diese Einrichtung erklärt sich aus dem eigenthümlichen Sprossungsprocesse, der während der Entwickelung aus dem Eie sich macht, und eine Mehrzahl von niemals vollständig sich trennenden Individuen hervorgehen lässt.

Von dem gesammten in den Athemapparat übergehenden Abschnitte des primitiven Darmrohrs behält nur ein kleiner Theil seine ursprünglichen Beziehungen zum Nahrungscanal. Es ist die sogenannte Bauchrinne, eine von der Eingangsöffnung des Körpers an der Bauchseite bis zum Munde hin sich erstreckende Furche, welche bei den *Ascidien* die ganze Länge des Athemsackes durchzieht, bei allen *Tunicaten* durch reichlichen Wimperbesatz sich auszeichnet und unter sich in der Körperwand ein festes, stabartiges Gebilde (Endostyl Huxley's) liegen hat. Das letztere Gebilde (Fig. 61. *e*) dient der wimpernden Bauchfurche als Stütze. Die Bauchfurche steht in enger Verbindung mit der Ernährung, indem sie als Zuleiteapparat von Nahrungsstoffen zum Munde erscheint.

Dass in der Sonderung des primitiven Darmrohrs in einen respiratorischen und nutritorischen Abschnitt ein über alle Wirbellosen hinweg zu den Wirbelthieren leitender Faden erkannt werden muss, ist bereits bemerkt worden. Eigenthümlich, aber wohl nur secundär durch die Ausdehnung der Athemhöhle bedingt, ist die Lagerung des Darms bei manchen Tunicaten. Der Darmcanal ist bei *Salpen*, sowie bei den *Pyrosomen* zusammengedrängt und bildet mit den Geschlechtsorganen eine rundliche, meist lebhaft gefärbte Masse, die man als »Nucleus« bezeichnet hatte (Fig. 53. *n i*). Bei einigen Salpen kommen blindsackartige Ausstülpungen des Magens vor (Salpa democratica, mucronata, pinnata u. a.).

Nebenorgane des Verdauungsapparats.

§ 80.

Ausser den bereits vorgeführten accessorischen Organen des Darmrohrs ist noch einiger Organe zu gedenken, welche mit dem Darmcanale in engerer Beziehung stehen. Das gilt von Drüsen, die mit der Wandung des Darmrohrs verbunden sind. Wir können diese nach den oben schon auseinander gehaltenen drei Abschnitten des Darmrohrs eintheilen. Die Mehrzahl der bekannt gewordenen Drüsen theilt mit denen der Haut den Charakter der

Einzelligkeit, was besonders für die niederen Würmer durchgehende Geltung hat. In den Mundarm dicht hinter dem muskulösen Schlunde einmündende Drüsen sind bei den rhabdocölen *Turbellarien* vorhanden. Gruppen von 2—3 Zellen fügen sich mit zugespitztem Ende dem Darme ein. Bei den *Trematoden* sind ähnliche Gruppen im Vorderende des Leibes gelagerter Zellen gleichfalls öfters für Munddarmdrüsen angesehen worden, doch hat sich herausgestellt, dass dieselben nicht im Darmcanale, sondern auf der Oberfläche des Integumentes allerdings in der Nähe des Mundes ausmünden. Eigentliche Munddarmdrüsen fehlen daher, wenn nicht, wie Leuckart vermuthet, im muskulösen Abschnitte bei Distomeen angebrachte grössere Zellen jene Beziehung besitzen und als secretorische Organe fungiren. Beiderlei Drüsengebilde treten uns auch bei den *Nematoden* entgegen. Auch hier sind im sogenannten Schlundkopfe drüsige Bildungen beobachtet worden, sowie auch deutlichere Drüsenzellen in der Nähe der Mundöffnung zur Ausmündung kommen.

Bei den Annulaten sind es besonders die histiologisch genauer durchforschten *Hirudineen*, bei welchen eine grössere Anzahl einzelliger Drüsen, bei den mit einem Rüssel versehenen im Rüssel, bei den mit Kiefern ausgestatteten an letzteren ausmünden. Bei den *Anneliden* sind derartige Drüsen nicht bekannt. Dagegen finden sich am letzten Abschnitte des Munddarmes dicht hinter dem muskulösen Theile bei den mit Schlundkiefern ausgerüsteten Nereiden u. a. ein Paar gelappte Drüsenschläuche vor. Sie scheinen Modificationen der Blindschläuche vorzustellen, die als bei Sylliden u. a. vorhanden, oben (S. 219) erwähnt worden sind. An derselben Stelle sind auch die *Räderthiere* mit Drüsenanhängen des Darmes ausgestattet.

Wie man die oben betrachtete, offenbar in sehr mannichfaltigen Functionsverhältnissen sich darstellende Kategorie von Drüsen als »Speicheldrüsen« zu bezeichnen gewöhnt ist, so pflegt man die mit dem Mitteldarme verbundenen Drüsenorgane als gallebereitende oder als »Leber« anzusehen. Man muss sich hüten, in diesen Bezeichnungen etwas anderes zu sehen als ein Hilfsmittel zur bequemen Unterscheidung, als ein Wort zur rein anatomischen Charakterisirung der allgemeinsten Beziehungen. Gesonderte Drüsen fehlen dem Mitteldarme der Würmer fast durchgehend, dagegen findet sich das Epithelium meist derart von den Epithelien der anderen Darmabschnitte ausgezeichnet, dass eine secretorische Bedeutung nicht unwahrscheinlich ist. Einmal ist es eine häufig vorhandene körnige Beschaffenheit der Zellen, und dann eine verschiedene Färbung des Zelleninhaltes. Letzterer Umstand dürfte vielleicht grösseres Gewicht besitzen als der erstere, da dieser ebenso durch die absorbirende Function des Darmepithels hervorgerufen sein kann. Durch dieses Verhalten ist der Mitteldarm bereits bei den *Bryozoën* ausgezeichnet, und auch bei den *Räderthieren* macht sich die histiologische Sonderung der Epithelschichte bemerkbar. Einen höhern Grad erreicht die Sonderung bei den *Plattwürmern*. Wo sich Verästelungen des Darmrohrs vorfinden (Planarien, manche Trematoden) sind die Zweige vorzugsweise der Sitz jener Eigenthümlichkeit. Bei den Planarien besonders ist diese Differenzirung weit gediehen, so dass die Endverzweigungen vor-

wiegend als secretorische Anhangsgebilde, als Drüsen (gallebereitende Organe?) betrachtet werden dürfen. Noch mehr können in den seitlichen Anhängen des Mitteldarms der Aphroditen (Fig. 41) selbständige Drüsen erkannt werden, die durch allmähliche Verengerung und Verlängerung der bei Verwandten dieser Gattung bestehenden einfachern Darmanhänge sich bildeten. Endlich sind hier noch die schlauchartigen Darmanhänge von *Balanoglossus* zu erwähnen, die den ganzen Darmcanal vom respiratorischen Abschnitte an, von der dorsalen Seite her besetzen und nach den Körpersegmenten gruppirt sind.

Dem Enddarme, und zwar meist in der Höhe der Analöffnung, ist in einigen Ordnungen eine dritte Abtheilung von Drüsen angefügt. Sie sind am genauesten bekannt bei den *Nematoden*, bei denen sie zur Verwechselung mit Ganglienzellen Veranlassung gegeben haben. Den Anneliden scheinen solche Drüsen zu fehlen. Dagegen finden sich in oft ansehnlicher Entfaltung Drüsenorgane am Enddarme der Gephyreen vor, welche wir jedoch einem andern Organsysteme (Excretionsorgane) zuweisen müssen. —

Eine besondere Differenzirungsreihe dieser accessorischen Verdauungsorgane besteht bei den *Tunicaten*. Die einfachsten nur durch einen Drüsenzellenbeleg des Mitteldarms ausgedrückten Zustände bieten Appendicularia, dann die meisten einfachen Ascidien dar, doch bestehen noch andere discretere Organe, die mit dem Darme verbunden mit Wahrscheinlichkeit als Leber zu deuten sind. Unter den zusammengesetzten Ascidien wird sie z. B. bei Amaurucium durch eine Reihe von Schläuchen gebildet, die eine Darmstrecke aussen besetzen, und ähnlich auch bei Botrylloides. Bei den Salpen wird die Leber wohl durch einen blindsackartigen Anhang neben dem Magen vorgestellt, der zuweilen auch paarig vorkommen kann. Diese Darm-Adnexa der Tunicaten bedürfen noch der genaueren Prüfung.

Obgleich nicht unmittelbar an einer Function der Nahrungsaufnahme theilnehmend, muss noch ein Apparat hier berücksichtigt werden, der seine vollkommenste Ausbildung bei den *Nemertinen* findet. Obwohl unter dem Namen des Rüssels bekannt, ist er den bis jetzt aufgeführten, gleichfalls sehr wenig zusammengehörigen Rüsselbildungen (vergl. Anmerk. des § 78) ein ganz fremdes Organ. Wir treffen es als einen über dem Darmcanale gelegenen Schlauch (Fig. 48. *a*), der, oft mehrfach gewunden, am Kopfe des Thieres oberhalb des Mundes sich öffnet. Vom Grunde dieses verschieden langen Organes entspringt ein Muskel (Fig. 48. *mr*), der, gleichfalls Windungen darstellend, an einer Stelle der Körperwand inserirt ist. Die Höhlung dieses muskulösen Schlauches lässt bei einer Abtheilung der Nemertinen tief im Grunde einen starken nach vorne gerichteten Stachel (*b*) erkennen, dem zur Seite noch mehrere kleinere Stachelbildungen gelagert sind. Auf diesen Abschnitt des Schlauches folgt ein kurzer drüsiger Abschnitt der mit einem kurzen Ausführgange neben dem Hauptstachel ausmündet. Das ganze Organ ist hervorstreckbar, indem es derart ausgestülpt werden kann, dass die an seinem blinden Ende gelegene Stachelrüstung an die Spitze tritt

und der vorhin erwähnte Muskel nach innen zu liegen kommt. Die Function des letzteren ist offenbar die eines Retractors, der erst in Thätigkeit tritt, nachdem der Schlauch ausgestülpt wurde. Demzufolge ist auch die Länge des Muskels eine der Länge des Schlauches entsprechende, und er liegt gewunden, wenn das Organ eingestülpt ist. Die physiologische Bedeutung dieses relativ sehr mächtigen Gebildes ist zwar im Ganzen noch unsicher; doch lässt sich aus seinem Bau und seinen Lagerungsverhältnissen wenigstens so viel schliessen, dass es als Angriffswaffe in Verwendung kommt. Mehr Licht auf jene Bedeutung fällt jedoch aus der morphologischen Reihe, in welche wir dieses Organ zu bringen im Stande sind. Es besteht nämlich bei *Süsswasser-Nemertinen* (Prorhynchus) ein ähnliches Organ in einer viel kleineren Form, indem es nur durch einen relativ kurzen Blindschlauch repräsentirt wird, der mit der Mundöffnung ausmündet und in seinem Grunde ähnliche Stachelbildungen aufweist (Fig. 38. *x y*). In gleicher Weise verhält es sich bei Polia involuta nach Van Beneden. Von dieser Form aus können wir auch die bei Distomen-Larven gleichfalls über der Mundöffnung liegenden Stachelbildungen im Anschlusse betrachten, wozu wir durch die übereinstimmende Bildung berechtigt sind, zumal auch dieselbe Lagerung von kleineren Stacheln bei jenen vorhanden ist. Wir haben so eine ganze Reihe von eigenthümlichen Organen vor uns, die durch die gleiche Einrichtung ihrer wesentlichsten Charaktere, nämlich in der Beschaffenheit der Stachelbildungen, übereinstimmen, und es sind nur secundäre Einrichtungen, aus denen Differenzen hervorgehen. Die Lagerung der Stacheln findet sich also entweder oberflächlich am Körper, oder im Grunde einer verschieden tiefen Einstülpung. Da wir die Bedeutung der Stachelapparate bei den *Cercarien* kennen, so resultirt hieraus, unter Festhaltung der morphologischen Uebereinstimmung dieser Theile mit den vorhin erwähnten, dass wir, ohne weit zu fehlen, auch in dem Rüssel der *Nemertinen* eine zum Bohren dienende Einrichtung erkennen dürfen. In dem einen Falle erscheint ein Organ in der Anlage, die in den anderen Fällen sich weiter entwickelt hat, um bei den Nemertinen endlich eine hohe Ausbildung zu erreichen. Eine Rückbildung fehlt auch da nicht, indem bei einer Anzahl von Gattungen der aus den Stacheln gebildete Apparat nicht mehr vorhanden ist.

Fig. 48.



Die mit dem Munddarme verbundenen einzelligen Drüsen sind von M. Schultze unter den *Turbellarien* bei Arten der Gattung Vortex, ferner bei Derostomum Schmidtianum

Fig. 48. Russelorgan einer *Nemertine* (Polia armata Quatr.). *a* Der hohle, vorne sich öffnende Schlauch, der in seinem Grunde *b* einen grösseren und mehre kleinere Stacheln trägt. *c* Fortsetzung des Schlauches nach hinten. *mr* Rückziehmuskel *g* Oberes Schlundganglion (Gehirn), nach hinten die starken Seitennerven abgebend.

nachgewiesen. Ueber drusenartige Gebilde im muskulösen Abschnitte des Munddarms der *Nematoden* vergl. Schneider (Nematoden S. 190). —

An der Aussenfläche des Mitteldarms von *Hirudineen* und Lumbricinen findet sich eine gefärbte Schichte, die man längere Zeit hindurch als »Leber« ansah. Für die Hirudineen hat Leydig nachgewiesen, dass diese braune Zellenmasse Bindegewebe vorstellt, welches in derselben Weise auch andere Organe (Blutgefässe) überzieht. Derselbe Forscher zeigt auch, dass eine den Darm der *Lumbricinen* bekleidende Zellenschichte ähnlich zu beurtheilen ist, da die Zellen keineswegs mit dem Binnenraume des Darmrohrs in Zusammenhang stehen. (Archiv f. micr. Anat. I. S. 272.)

Der Rüssel der Nemertinen hat sich, wie wenige andere Organe, einer vielartigen Deutung zu erfreuen gehabt. Er ist für ein zum Geschlechtsapparate gehöriges Gebilde, auch für den Darmcanal gehalten worden. Delle Chiaje erklärte ihn zuerst in der oben gegebenen Auffassung (Memorie etc. II. S. 407). Seitdem sind die Meinungen nicht minder getheilt geblieben. Die im Grunde des vordern Abschnittes des Rüssels neben einem grossern nach vorne gerichteten Hauptstachel befindlichen kleineren Stacheln hat man als Ersatzorgane beim Verbrauch des Hauptstachels angesehen. Aber auch die Meinung, dass sie abgenützte, ausser Function getretene Gebilde seien, hat sich geltend gemacht. Dieser dürfte die erstere desshalb vorzuziehen sein, weil sich für jene kleineren Seitenstacheln wohl verschiedene Entwickelungszustände, nicht aber eine auf Abnützung schliessen lassende Beschaffenheit nachweisen liess. Die Verbindung des hinter dem stacheltragenden Raume liegenden Abschnittes mit ersterem hat Claparède (Études anatomiques S. 81) aufgefunden. Durch diese Beziehung wird wahrscheinlich gemacht, dass hier ein Giftapparat vorliegt. Die Anlage des Rüssels findet bei den Embryonen sehr frühzeitig statt, woraus hervorgeht, dass das Organ als ein für die Abtheilung in sehr frühen Zuständen erworbenes anzusehen ist. Erst nach der Anlage des Rüssels erfolgt jene der Stacheln. Die der letzteren entbehrenden Nemertinen (Anopla: Nemertes, Cerebratulus, Ophiocephalus) würden so den embryonalen Zustand des Rüssels repräsentiren. Vielleicht darf auch die unter den rhabdocölen Turbellarien bei Prostomum vorkommende Einrichtung eines hervorstreckbaren kegelförmigen Gebildes hieher gerechnet werden (Claparède, Beobacht. S. 17). Mit grösserer Wahrscheinlichkeit gehören die bei *Nematoden* vorhandenen Stiletbildungen am vordern Körpertheile in die hier besprochene Reihe von Organen. Sie finden sich bei Arten von Anguillula und Enoplus als kleine Stacheln in Verbindung mit dem vordern Stücke des Munddarms, bei Anguillula schon im Embryo vorhanden. Den Embryonen von Gordiaceen kommt ein ähnlicher Stachel am Vorderende zu, doch ist dieser vergänglicher Natur, da er später nicht mehr getroffen wird. Bei den *Anneliden* fehlen derartige Gebilde nicht ganz, indem bei Sylliden ein der Wand des Munddarms eingefügter Bohrstachel in grosser Verbreitung angetroffen wird. Inwiefern diese Organe vererbte Zustände sind, oder durch Anpassung für jede einzelne Abtheilung selbständig erworben, ist noch nicht festzustellen, da vor allem das embryologische Material in dieser Beziehung noch zu wenig durchforscht ist.

Kreislauforgane.

§ 81.

In den unteren Abtheilungen der Würmer wird die ernährende Flüssigkeit, ohne bestimmte Bahnen zu besitzen, durch endosmotische Vorgänge vom Darmcanal aus unmittelbar im Körper vertheilt. Wo die verdauende

Cavität vom Parenchym des Körpers ohne Dazwischentreten einer Leibeshöhle umgeben wird, ist eine ernährende Flüssigkeit gar nicht wahrzunehmen, sie wird aber nothwendig angenommen werden müssen. Der Ernährungsapparat ist hier auf der niedersten Stufe. Von den Wänden des Darmcanals wird das durch letzteren aus den aufgenommenen Nahrstoffen gewonnene Material die Gewebe des Körperparenchyms durchtränken, und damit auch die in letzterem eingebetteten übrigen Organe. Die Einrichtung steht auf einer gleichen Stufe mit jener der Cölenteraten. Wir finden sie verbreitet bei den *Plattwürmern*. Obgleich Einige, wie Blanchard, auch dieser Abtheilung einen sehr complicirten Circulationsapparat zuschreiben, so hat doch ein solcher nicht bestätigt werden können, und es ist möglich, dass hier Verwechselungen mit einem anderen Canalsysteme vorliegen, welches bei den Excretionsorganen eine Stelle finden soll. Den *Turbellarien* und *Trematoden*, wie auch den *Cestoden* fehlt jede sichere Spur eines die ernährende Flüssigkeit leitenden Hohlraumsystems. Die Vertheilung der ernährenden Flüssigkeit kommt in den beiden ersten Ordnungen auf die vorhin angegebene Weise zu Stande. Wenn noch Ramificationen des Darmcanals sich finden, wie es bei vielen Trematoden, dann bei den Planarien wahrzunehmen ist (vergl. S. 211), so wird in der dadurch vermittelten Verbreitung des Chymus, eine die Vertheilung der ernährenden Flüssigkeit unterstützende Einrichtung zu erkennen sein, und der Mangel eines circulatorischen Apparates wird bis zu einem gewissen Grade dadurch compensirt. Bei den darmlosen Cestoden stellt sich die Ernährungsweise ohnehin auf eine andere Stufe. Auch den *Räderthieren* fehlen Blutgefässe. Die ernährende Flüssigkeit füllt die hier immer deutliche Leibeshöhle und wird durch die Contraction des Körpers selbst bewegt. Dasselbe gilt von den *Bryozoën*, bei denen vorzüglich durch den Tentakelapparat und seine verschiedene Thätigkeit die Flüssigkeit der Leibeshöhle in Bewegung versetzt wird.

Die *Nematelminthen* zeichnen sich gleichfalls durch den Mangel von Circulationsorganen aus. Es ist hier der Darmcanal nicht überall unmittelbar mit dem Hautmuskelschlauche verbunden, so dass eine in verschiedenem Grade entwickelte Leibeshöhle besteht, die mit einem bestimmt als ernährende Flüssigkeit zu deutenden Fluidum angefüllt ist. Bei den Nematoden kommen in jenem Fluidum, wenigstens bei einzelnen, noch Zellen vor. Dadurch wird eine Vergleichung mit der ernährenden Flüssigkeit höherer Organismen noch bestimmter ausführbar, und wir können sie dem Blute auch morphologisch gleich erachten. Die Vertheilung dieser Flüssigkeit im Körper wird durch den Hautmuskelschlauch in Ausführung gebracht.

Durch das Verhältniss von *Polygordius*, der die Anfänge eines Gefässsystems zeigt, wird von den Nematoden zu den Nemertinen und Annulaten eine Vermittelung gebildet. Hier besteht ein dorsaler Medianstamm mit seitlichen Querästen, die noch der Segmentirung des Leibes angeordnet, aber blind geendigt sind. Nur vom Kopfende des Dorsalgefässes geht eine den Darm umfassende Schlinge ab.

Eine höhere Stufe nehmen die *Nemertinen* ein. Hier findet sich sowohl in der Leibeshöhle eine geformte Bestandtheile führende Flüssigkeit, wie auch eine

Mehrzahl von Längscanälen besteht, die zu einem Gefässsysteme vereinigt sind. Da das Fluidum der Leibeshöhle den Darmcanal unmittelbar umspült, während das Blutgefässsystem keine besonders nahen Beziehungen zu letzterem aufweist, so müssen aus dem Darme in den Körper übergehende Stoffe in jene Leibesflüssigkeit gelangen. Wir wollen diese letztere als Chylus bezeichnen, die in dem geschlossenen Gefässsysteme enthaltene als Blut. Dass beide nicht in offener Verbindung stehen, erfordert, aus jenen Beziehungen keine Uebereinstimmungen mit höheren Organismen abzuleiten. Die Blutflüssigkeit spielt hier offenbar eine andere Rolle als sonst, wo ausser ihr kein anderes selbständig abgeschlossenes Fluidum im Körper vorkommt. Es mag sein, dass sie aus jenem »Chylus« erst gewisse Stoffe aufnimmt und im Körper zur Vertheilung bringt.

Was die Anordnung des Gefässsystemes angeht, so sind drei Längsstämme zu unterscheiden. Zwei davon (Fig. 49. *l l*) nehmen ihren Verlauf an den Seiten des Körpers; ein dritter (*d*) liegt dorsal in der Mittellinie. In der Kopfgegend bilden die Seitengefässe mehrfache, in der Regel das Gehirn umziehende Windungen, und verbinden sich hinter der oberen Commissur mit dem Rückengefässe. Mit einem anderen Aste setzen sie sich nach vorne fort, um am Kopfende in einander überzugehen. Am hintern Körperende sind alle drei Stämme auf einfachere Weise unter einander verbunden. Ausser diesen drei bestimmt erkannten Gefässstämmen, die jedenfalls die Grundtheile des ganzen Apparates bilden, sollen noch andere mit jenen in Zusammenhang stehende Gefässe vorkommen. Durch dünne Quergefässe verbinden sich bei einigen Gattungen Rückengefässe und Seitengefässe in regelmässigen Abständen unter einander. Dadurch würde die ganze Einrichtung eine Art von Gliederung zeigen und wie die auch sonst angedeutete Metamerenbildung zu den Anneliden einen Anschluss abgeben.

Fig. 49.



Die Blutflüssigkeit der Nemertinen ist in der Regel farblos. Bei einigen zeigt sie ein röthliches, bei anderen sogar ein rothes Colorit, wobei Zellen als Träger des Farbstoffes vorkommen.

Die von Blanchard für das Blutgefässsystem bei niederen Würmern gemachten Angaben verdienen trotz der durch viele bildliche Darstellungen gegebenen Erläuterungen, ausserordentlich wenig Vertrauen. Vielleicht weniger deshalb, weil sie auf Injectionen äusserst zarter Gebilde beruhen, womit die Wahrscheinlichkeit gegeben ist, dass nicht

Fig. 49. Vorderes Körperende einer Nemertine (*Borlasia camilla*). *a* Mündung des Rüssels. *p* Rüssel. *c* Wimpergruben. *n* Gehirnganglion. *n'* Laterale Nervenstämme. *l* Seitliche Blutgefässstämme, die vorne bogenförmig in einander übergehen, und vorher um das Gehirn herum einen Ast nach hinten absenden, der sich mit dem andersseitigen zu einem medianen Dorsalgefässe (*d*) verbindet. (Nach Quatrefages.)

blos »Gefässe« mit Injectionsmasse gefüllt worden seien, als weil in der grossen Mehrzahl die Unrichtigkeit der Angabe eclatant nachgewiesen werden kann. Was daher von diesem Autor als Gefässystem der Bandwürmer, der Planarien und der Trematoden dargestellt wurde, kann nur mit grösstem Zweifel aufgenommen werden. Dass es sich übrigens nicht um Injectionen anderer Canalsysteme, selbst nur interstitieller Räume handelt, kann man aus der Zierlichkeit der Anordnung und Regelmässigkeit der Vertheilung jener sogenannten Gefässe ersehen, wie sie die Abbildungen erkennen lassen (Ann. sc. nat. III. vol. 7. S. 119. vol. 8. S. 271). Für die Trematoden sind bezüglich eines Blutgefässsystems noch andere minder in Frage zu stellende Angaben vorhanden. Von Kölliker wurde bei Tristomum papillosum (2. Bericht von der zootom. Anstalt zu Würzburg. 1849. S. 24) ausser dem Wassergefässsystem noch ein pulsirendes, besonderes Gefässsystem beschrieben. Es ist von diesem nur ein in der Mitte des Leibes gelegener Hauptstamm mit mehreren Seitenästen sichtbar geworden, und muss noch dahinstehen, inwiefern diese Canäle wirklich Blutgefässe vorstellen. —

Bei den *Nematoden* stellt Schneider das Vorhandensein einer Leibeshöhle in Abrede, so dass also auch keine freie Blutflüssigkeit vorkommen könnte. Es wird dabei angenommen, dass sowohl die blasigen Anhänge der Muskelfasern, als auch Darm und Geschlechtsorgane den gesammten Hautmuskelschlauch ausfüllen. Von Leuckart ist das Vorhandensein der letzteren mit Recht behauptet worden (Parasiten II. S. 59), wie man sich denn durch Verletzen des Hautmuskelschlauchs einer Ascaris leicht davon überzeugen kann. Derselbe Forscher hat bei Oxyurisarten die Formbestandtheile der Leibeshöhlenflüssigkeit als helle homogene Körnchen angetroffen. Früher glaubte man auch bei den Nematoden Spuren eines Blutgefässsystems gefunden zu haben, doch sind dieses Theile, welche wir den Excretionsorganen zurechnen müssen.

Das einfachste Verhalten in der Anordnung des Blutgefässsystems der *Nemertinen* bietet Tetrastemma obscurum (M. Schultze in Icones zootomicae. Taf. VIII). Alle drei Längsstämme gehen vorne wie hinten ohne alle Schlingenbildung oder Theilung in einander über. Nach Blanchard sollen ausser den drei longitudinalen Hauptstämmen noch zwei schwächere, dem Darme aufgelagerte Längsstämme vorkommen. Die auch von Blanchard aufgeführten Queranastomosen beschreibt Keferstein bei Cerebratulus marginatus und Borlasia splendida (Z. Z. XII. S. 86), sowie auch bei ersterem Spuren von anderen Längsstämmen vorkommen sollen.

§ 82.

Wir können die Kreislauforgane der *Annulaten* an jene der Nemertinen anknüpfen, indem alle wesentlichen Verhältnisse, die dort gegeben waren, sich hier wiederholen. Fast bei allen besteht ein Gefässsystem aus Längsstämmen gebildet, die dorsal und ventral oder auch lateral verlaufend, häufig durch Queranastomosen unter einander verbunden sind, sowie sie vorne und hinten gleichfalls in einander übergehen. Das dorsale Längsgefäss bietet die constantesten Verhältnisse; es ist stets contractil, und der Blutstrom bewegt sich in ihm von hinten nach vorne zu. Es ist wohl aus dem dorsalen Mediangefässe der Nemertinen hervorgegangen, sowie die beiden Lateralstämme der letzteren dem ventralen Gefässe der Annulaten entsprechen dürften. Bei manchen Nemertinen nehmen sie eine mehr ventrale Lage ein. Erwägt man ferner, dass jene Seitengefässe von den Seitennervenstämmen begleitet sind, so lässt sich die gleiche Umänderung der Lage, welche jene Nervenstämme bei den Annulaten erfahren, auch für die Seitengefässe voraussetzen. Dadurch, dass von den Längsgefässen eines oder auch

mehrere auf dem Darmcanale verlaufen und an diesen Verzweigungen abgehen, wird eine Aufnahme von Stoffen ins Blut vom Darme her möglich, gewiss spielt aber auch die in der Leibeshöhle befindliche Flüssigkeit noch eine bedeutende Rolle. Die Prüfung der Vertheilung der Blutgefässe in jenen Fällen, wo deutliche Athmungsorgane bestehen, lässt sogar die Annahme begründen, dass dem Blutgefässapparat vorwiegend respiratorische Functionen zukommen. Damit würde die Flüssigkeit der Leibeshöhle von nutritiver Bedeutung sein. Diese Chylusflüssigkeit ist fast immer farblos, und enthält — wie aus zahlreichen Beobachtungen hervorgeht — geformte Bestandtheile, die häufig, wie bei Scoleinen, in grösserer Menge vorhanden sind. Ausser zur Ernährung hat diese Flüssigkeit auch noch andere Beziehungen, so dass sie besser mit einem nicht auf die Function sich beziehenden Namen als perienterische Flüssigkeit bezeichnet wird.

Fig. 50.



Die Ausdehnung der Leibeshöhle ist sehr verschieden, wo sie, wie bei vielen Hirudineen zu fehlen scheint, ist sie in jüngeren Zuständen nachweisbar. Bei den meisten Annulaten wird sie in mehrfache, den Metameren entsprechende Abschnitte getheilt, die bald vollständig oder nur theilweise von einander getrennt sind. An der Kopfregion besteht meist ein grösserer Binnenraum, indem für die vordersten Metameren keine Septumbildung gegeben ist. Durch Communication nach aussen wird eine Zumischung von Wasser zur perienterischen Flüssigkeit ermöglicht, die an bestimmten Stellen nachweisbar ist, und dadurch wird die Function jenes Chylus von neuem complicirt, Strömungen desselben im Körper, die bei unvollständigen oder fehlenden Septis vorkommen, werden durch die Bewegungen des Körpers hervorgerufen. Andrerseits ist jene Flüssigkeit auch wieder für die Locomotion von Bedeutung, indem sie zur Schwellung von Körperabschnitten oder zum Hervortreiben mancher Anhangsgebilde, wie der Parapodien, dient. In diesen functionellen Beziehungen stimmt mit ihr die Blutflüssigkeit der Mollusken.

Von den oben angeführten allgemeinen Verhältnissen des Circulationsapparates zeigen die *Hirudineen* das Wesentliche, jedoch mit bedeutender Modification, welche durch das Fehlen einer Leibeshöhle, oder vielmehr in der Umbildung derselben in besondere, mit dem Blutgefässysteme zusammenhängende Hohlräume bedingt sind. Daraus gehen Complicationen hervor. Wo aber, wie bei Branchiobdella, eine Leibeshöhle besteht, sind die Einrichtungen einfacher. Rücken- und Bauchgefäss sind vorne und hinten durch mehrfache schlingenförmige Anastomosen mit einander in Verbindung, während im zwischenliegenden Abschnitte nur zwei solcher Verbindungen

Fig. 50. Vorderer Abschnitt des Blutgefässystems einer jungen *Saenuris variegata*. *d* Dorsalgefäss. *v* Ventralgefäss. *c* Herzartig erweiterte Queranastomose. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstroms an.

bestehen. Bei anderen tritt die Leibeshöhle nur noch in Gestalt von Bluträumen auf, wie daraus hervorgeht, dass Organe, die sonst in ersterer liegen, in jene Bluträume eingeschlossen sind. Es bestehen solcher Sinusse gewöhnlich drei. Ein mittlerer, der den Haupttheil der Leibeshöhle darstellt, hält bei Clepsine und Piscicola den Darmcanal und das Bauchmark umschlossen, vielleicht auch einen Theil des Dorsalgefässes, wo nicht, wie bei Piscicola, ein besonderer das Rückengefäss bergender Sinus besteht. Zwei laterale Gefässe (s. oben Fig. 30. *B l*) stehen theils mit dem Mediansinus, theils unter sich durch Queranastomosen in Verbindung. Sie zeigen Pulsationen. Bei Hirudo und Verwandten erscheint der Mediansinus nur noch am Kopftheile in seiner früheren Beziehung, indem er den Schlundring umgibt. Am übrigen Körper ist er nur ventral entwickelt, und hält das Bauchmark (s. oben Fig. 30. *B n*) umschlossen. Dieses Schwinden des grossen Sinus ist auf Rechnung der Ausbildung eines feinen Gefässnetzes zu setzen, welches an seiner Stelle sich entwickelt hat, und in ähnlicher Weise auch die Querverbindungen der Längsstämme betrifft. Aus den auf den Darm sich vertheilenden Gefässen bilden sich neue Längsstämme. Während hier durch Combination der primitiven Medianstämme mit einem aus Lacunen der Leibeshöhle sich sondernden Canalsysteme ein complicirter Apparat sich ausbildet, kann durch völliges Verschwinden jener Medianstämme das ganze Gefässsystem sich einfacher darstellen. Solches ist bei Nephelis der Fall, wo ein weiter Mediansinus und zwei Lateralgefässe vorkommen.

Dieser aus einem lacunären System hervorgegangene Gefässapparat hat bei den Hirudineen nicht blos seine Entstehung, sondern auch sein Ende gefunden, denn bei den *Anneliden* ist die Einrichtung, von der wir ausgingen, fast durchgehend entwickelt. Wo sie fehlt, sind nicht Weiterentwickelungen, wie sie die Differenzirung der Leibeshöhle der Hirudineen bot, sondern einfache Rückbildungen im Spiele.

Das Rückengefäss lagert in der Regel dem Darmcanal unmittelbar auf, und erscheint häufig in eine denselben bekleidende Zellenschichte eingebettet. Ausser den vorderen und hinteren Verbindungen finden noch seitliche, den Metameren entsprechende statt. Diese können bis zu einer grössern Anzahl steigen. Sie theilen sich in solche, die den Darm unmittelbar umfassen und in dessen Wand oft ein reich entwickeltes Capillarnetz herstellen — ich will diese als viscerale Gefässe bezeichnen —, dann kommen solche vor, welche in die Leibeshöhle ragend, entweder zu den Wandungen derselben, oder zu den Anhangsgebilden gehen. Sie können, wenn sie auch nicht immer zur Leibeswand Beziehungen besitzen, als parietale Gefässe unterschieden werden. Bei den *Scoleinen* ist die Anordnung meist gleichmässig durch den ganzen Körper. Als pulsirende Theile erscheinen ausser dem dorsalen Längsstamme häufig noch die Quergefässe, von denen ein oder mehrere Paare durch beträchtliche Erweiterung ausgezeichnet sein können (Fig. 50. *c*). In dieser Differenzirung eines Abschnittes des Gefässystems ist der Anfang zur Ausbildung eines Centralorgans für den Kreislauf, eines Herzens, zu erkennen, die am häufigsten vom dorsalen Stamme, oder den Querästen ihren Ausgang nimmt. Sehr selten pulsirt das Bauchgefäss. Durch Entwickelung

feiner Gefässnetze, wie solche z. B. bei Lumbricus als Capillaren im Körper weit verbreitet sind, entstehen neue Complicationen des Baues. **Einen umgestaltenden Einfluss auf die Vertheilung und Differenzirung des Blutgefässsystems übt die Entwickelung der Athmungsorgane aus.** Bei den Scoleinen sind solche nicht als discrete Organe vorhanden, und es kommt entweder der gesammten Körperoberfläche, oder der Leibeshöhle durch Wasseraufnahme eine Bedeutung für die Athmung zu. Wir sehen daher keine belangreichen Verschiedenheiten des Gefässapparates an den einzelnen Körperabschnitten, und nur bei einigen im Schlamme des Süsswassers lebenden, z. B. Lumbriculus, deren Hinterleib bei der Respiration vorwiegend betheiligt ist, zeigen die parietalen Gefässschlingen eine mächtigere Entfaltung.

Auch unter den *Chätopoden* sind noch jene einfacheren Verhältnisse vorhanden. Die grössere Differenzirung des Kopfes sowie des Munddarmes ist begleitet von einigen nicht sehr wichtigen Aenderungen. Mit dem Auftreten von Kiemen setzt sich der Gefässapparat in diese fort, indem im einfachsten Verhalten eine Gefässschlinge in den als Kieme fungirenden Anhang tritt. Dabei ergibt sich die Andeutung einer allmählichen Trennung in einen arteriellen und venösen Abschnitt. Dieser Zustand wiederholt sich mit der Vertheilung von Kiemen über eine grosse Anzahl von Metameren, wie solches z. B. bei Eunice, auch noch bei Arenicola, besteht. Vom Dorsalstamme gehen hier ausser zum Darme, noch Gefässe zu den seitlich sitzenden Kiemen, von denen wieder je ein Gefäss in den Bauchstamm zurückführt.

Fig. 51.



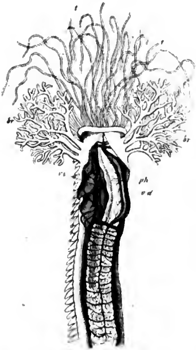
(Vergl. Fig. 51.) Aehnlich verhalten sich die Hermellen, aber die Kiemen besitzen nur einen einzigen centralen Hohlraum, so dass keine anatomische Scheidung für das ein- und austretende Blut besteht. Bei Arenicola findet sich dies Verhalten nur an der hintern Körperhälfte. Für die vordere Hälfte der Kiemen tritt das eine Kiemengefäss zum Hauptbauchstamme, das andere zu einem visceralen Ventralgefässe.

Bei Beschränkung der respiratorischen Anhänge auf eine kleinere Körperstrecke, wie solches z. B. bei den Tubicolen der Fall ist, findet immer eine grössere Ungleichheit in der Ausbildung einzelner Gefässabschnitte statt. So erweitert sich bei den Terebellen (Fig. 52) das Dorsalgefäss (*c d*) über dem muskulösen Munddarme in einen ansehnlichen Schlauch, der nach den Kiemen (*bc*) sich in Aeste vertheilt, und somit als Kiemenherz fungirt. Aus den Kiemen kehren rückführende Gefässe zum Ventralgefäss. Die

Fig. 51. Schematischer Querschnitt durch einen *Kiemenwurm* (hintere Körperhälfte von Arenicola) zur Darstellung des Verhaltens der Gefässe. *D* Rücken-, *V* Bauchseite. *n* Bauchmark. *i* Darmhöhle. *br* Kiemen. *c* Bauchgefässstamm. *a*, *b* Kiemengefässe. *d* Rückengefässstamm. *h* Den Darmcanal umfassender Ast. *v'* Ventrales Darmgefäss.

Function eines Centralorgans geht bei manchen, wie es bereits von den Scoleinen angegeben ward, auf Queranastomosen über. Eine solche, die vom ventralen Darmgefäss zum Rückengefäss leitet, ist auch bei den Terebellen vorhanden und bildet functionell einen Theil des herzartigen Abschnittes des Rückengefässes. Bei Arenicola sind diese gleichfalls vorhanden, sie verbinden sich aber mit zwei mächtiger erweiterten Quergefässen, die zum Bauchstamme treten, und durch ihre Pulsationen als Herzen zu betrachten sind.

Fig. 52.



Die bei einer spärlicheren Vertheilung von Blutgefässen constantere Anordnung löst sich in jenen Abtheilungen auf, die reiche Gefässverzweigungen am Darme und an der Körperwand besitzen. Wie die Kiemenbildung eine Auflösung der parietalen Queranastomosen hervorruft, so tritt diese auch an den Längsstämmen ein. Sie können streckenweise durch ein Gefässnetz dargestellt sein, aus dem dann neue Bahnen in anderer Lagerung sich hervorbilden. Die Erscheinungen, welche den Collateralkreislauf bilden, müssen der Beurtheilung auch dieser Verhältnisse zu Grunde gelegt werden. So ist bei Polyopthalmus der dorsale Medianstamm längs des Mitteldarms aufgelöst. Zwei dorsale und zwei ventrale Stämme gehen aus den vorne wie hinten einfachen Mediangefässen bei den Hermellen hervor, und bei Eunice ist das ventrale, bei Nephthys das dorsale Gefäss paarig vorhanden.

Eine Verbindung des bei den Anneliden bestehenden Typus des Gefässsystems mit jenem der Nemertinen kann man bei *Balanoglossus* erkennen. Sie beruht in dem Vorhandensein medianer und lateraler Längsstämme.

Fig. 52. Gefässsystem von *Terebella nebulosa* (das Thier ist vom Rücken her geöffnet). *t* Tentakel (nur zum Theil dargestellt). *br* Drei Kiemenpaare. *ph* Muskulöser Abschnitt des Munddarms (Pharynx). *v* Darm. *vd* Rückengefäss. *vv* Bauchgefäss. (Nach Milne-Edwards.)

Durch die Beziehungen zu dem höchst eigenthümlichen Kiemenapparate entfernt sich jedoch das nähere Verhalten von dem bisher bei den Würmern beobachteten, und beurkundet auch von dieser Seite die Eigenthümlichkeit der Organisation.

Die Blutflüssigkeit zeigt sich bei vielen Hirudineen und Anneliden roth gefärbt, in verschiedenen Abstufungen. Bei anderen ist sie farblos oder gelblich. Bei einigen wenigen Anneliden ist eine grüne Blutflüssigkeit vorhanden. Während man früher die Färbung des Blutes allgemein in dem Plasma gegeben glaubte, sind mehrfache Fälle nachgewiesen worden, wo die geformten Bestandtheile (Blutzellen) als Träger des Farbstoffs sich herausstellten.

Communicationen der Leibeshöhle nach aussen werden theils durch besondere Organe — die bei den Excretionsorganen abzuhandelnden Schleifencanäle —, theils durch directe Oeffnungen vermittelt. Während die ersteren allgemein verbreitet zu sein scheinen, sind die letzteren nur bei einigen Scoleinen (Lumbriculus, Enchytraeus) durch LEYDIG mit Sicherheit nachgewiesen. Es besteht da eine feine Spalte am Vorderende des Kopfes. — Die Theilung der Leibeshöhle in einzelne Abschnitte durch senkrechte Septa, ist bei vielen Anneliden sehr unvollständig. Bei den Hirudineen besitzt sie Branchiobdella. Andere zeigen sie vertreten durch vom Hautmuskelschlauche zum Darme gelangende oder auch seitlich an ihm vorübergehende (sagittale) Muskelzüge. Auch bei vielen Anneliden fehlen die Septa, so bei Sphaerodorum, dann bei den Siphonostomen auf der ganzen vom erweiterten Mitteldarme eingenommenen Strecke. Ganz eigenthümlich soll sich nach QUATREFAGES Polyophthalmus verhalten, indem bei diesem ein von der Leibeswand horizontal zum Darmcanal tretendes Septum die Leibeshöhle in einen ventralen und dorsalen Abschnitt theilt, die vorne und hinten mit einander zusammenhängen. Durch CLAPARÈDE (Glanures S. 43) ist dieser exceptionelle Zustand dahin aufgeklärt worden, dass jene Scheidewand durch transversale, von der ventralen Medianlinie ausgehende Muskelbänder dargestellt wird, die nichts mit dem Darme zu thun haben. Sie inseriren sich an der untern Seitenlinie (vergl. S. 177) und trennen zwei untere seitliche Räume von der grössern perienterischen Höhle ab. In dieser letztern wird der Darm nur durch ein einziges ventrales Querseptum im Vordertheile des Körpers befestigt.

Die Formelemente der perienterischen Flüssigkeit entstehen an der Leibeswand, aus dem Epithel derselben. Wo ein Gefässystem fehlt, wie bei Glycereen, bei Notomastus und bei Capitella, vertritt die Perivisceralflüssigkeit zugleich das Blut und erscheint dann, wie letzteres gewöhnlich, in rother Färbung. Träger des Farbstoffes sind auch hier die Formelemente. Bei diesem Verhalten zeigt die Leibeshöhle Wimperung, wie von CLAPARÈDE bei Glycera gefunden wurde. Der in dem Mangel eines Gefässystems sich aussprechende Rückschritt zeigt sich sowohl bei Tomopteris, als auch bei der durch Parasitismus verkümmerten Gattung Myzostomum.

Bezüglich der Anordnung des Gefässystems fehlen bis jetzt noch ausreichende Thatsachen über die *Onychophoren*. Ein dorsaler Längsstamm ist das einzig sicher bestimmte Blutgefäss. Dagegen ist fraglich, ob zwei lateral verlaufende, zum Theil in den Muskelschlauch eingebettete Canäle dem Gefässapparat angehören. GRUBE (l. c.) beschreibt ihre Innenfläche von drüsiger Beschaffenheit.

Für die *Hirudineen* bleibt vorzüglich der Zusammenhang des lacunären Abschnittes mit dem aus Rücken- und Bauchgefäss gebildeten zu ermitteln. Der Bestätigung scheinen auch die Angaben BLANCHARD's (Ann. sc. nat. III. T. 12. S. 267) bezüglich der Blutgefässe von Malacobdella zu bedürfen. Hier sollen ausser dem den Windungen des Darmes folgenden Rückengefässe, noch zwei Seitengefässe existiren, die aber erst an

ihrem vordersten Theile eine sie unter einander und mit dem Rückengefässe verbindende Gefässnetzbildung eingehen. Die fehlende Gliederung des Leibes würde somit auch in dem Gefässystem durch den Mangel der Queranastomosen ausgedrückt sein.

In der Anordnung der bei Clepsine, Piscicola und Branchiobdella zwischen dorsalem und ventralem Gefäss bestehenden Verbindungen weist die Vergleichung eine grosse Uebereinstimmung nach. Die vier im Kopftheile bei Branchiobdella liegenden Anastomosenpaare besitzt auch Piscicola in langgestreckter Form. Ueberdies stammt vom Rückengefäss noch ein besonderer Zweig für den Rüssel. Letzteres Gefäss ist auch bei Clepsine vorhanden und geht mit mehrfachen Schlingen in einen ins Bauchgefäss mündenden Ast über. Das Bauchgefäss schickt ausserdem noch vier Gefässe ab, die aber nur unter sich anastomosiren, so dass also die dorsalen vordern Gefässchlingen fehlen. Weiter nach hinten zu treten bei Branchiobdella noch zwei Paar Gefässchlingen vom Rücken zum Bauchstamm, und zwar in ansehnlicher Entfernung von einander. Diese finden sich auch in den beiden anderen Gattungen. Nahe bei einander und in derselben Höhe entspringend und endend, trifft man sie bei Piscicola. Hinsichtlich des Ursprungs vom Rückengefässe gilt das auch für Clepsine, dagegen ziehen sie sich in seitlicher Lagerung nach hinten zum Saugnapfe, wo das vordere ins Ende des Ventralgefässes, das hintere in eine zum Saugnapf tretende Gefässchlinge mündet. Solcher Gefässschlingen im hinteren Saugnapfe besitzt Branchiobdella zwei, den dorsalen und ventralen Stamm verbindend; sie steigen bei Clepsine auf fünf, bei Piscicola auf zwölf, und scheinen bei beiden nur vom ventralen Stamme zu kommen, wenn nicht die von Leydig für Clepsine bereits aufgegebene frühere Annahme von einer Oeffnung des dorsalen Gefässtammes in den medianen Blutsinus sich zum Nachweis einer Communication mit den Gefässchlingen des Saugnapfes umgestaltet. Ueber diesen Gefässapparat und die lacunären Blutbahnen sind vor allem Leydig's mustergiltige Monographien nachzusehen. Ueber Branchiobdella s. Dorner (Z. Z. XV.). Die in dem Rückengefässe vorhandene Klappenvorrichtung wird von Zellengruppen gebildet, die reihenweise von der Blutgefässwand vorspringen. Von diesen Zellengruppen lösen sich einzelne auf normalem Wege ab, und gelangen in die Blutflüssigkeit, so dass Kupffer (Z. Z. XIV. S. 337) — dem sich auch Leydig angeschlossen — sie als blutbereitende Organe deuten konnte. —

Die aus dem lacunären Abschnitte gebildeten lateralen Blutgefässtämme geben bei Nephelis Queranastomosen zum Bauchsinus, welche durch blasige Erweiterungen ausgezeichnet sind. Diese sind eben so contractil wie die Hauptstämme. Die drei Hauptstämme bilden auch bei Sanguisuga den contractilen Apparat. Vom Rückengefässe wird das Blut einmal durch parietale Quergefässe abgeleitet, dann durch Verbindungen mit dem Bauchsinus am Kopftheile. Von der Körperwand gelangt es entweder unmittelbar zu dem Bauchsinus oder zu den Seitengefässen, die wieder durch Queranastomosen verbunden sind. Von diesen aus finden sich wieder Verbindungen mit dem Rückengefässe. Was die Pulsationen dieser Hauptstämme betrifft, so finden die der seitlichen alternirend statt. Eine ausserordentlich reiche Gefässverzweigung trifft sich auf allen Organen des Körpers. Vergl. Brandt u. Ratzeburg's med. Zoologie. Ferner Gratiolet, Ann. sc. nat. 1862. T. XVII. — In der Hauptsache stimmt damit der Gefässapparat von Branchellion überein, wie er von Leydig (Z. Z. III. S. 316) und von Quatrefages dargestellt wurde. Ein Dorsalstamm und zwei Seitengefässe, sowie ein den Darm und das Nervensystem umfassender Mediansinus stellen die Hauptabschnitte vor. An der Stelle des letzteren wird von Quatrefages ein Maschennetz von Gefässen angegeben, welches den Darmcanal umspinne, indess das Bauchmark von einem besondern Sinus umgeben sei. Die Contractilität der Seitengefässe ist in manchen Fällen ungleich. Bei Pontobdella ist vornehmlich der vordere Abschnitt dieser Gefässe in jener Richtung ausgebildet, und besitzt sogar blasenförmige Ausbuchtungen (8), die in rythmischer Thätigkeit beobachtet wurden (Leydig, l. s. c.). An diese Einrichtung knüpft sich das Verhalten

von Branchellion an.[1] Die Ausstülpungen von Pontobdella erscheinen hier weiter entwickelt als contractile Blasen, die mit den Seitengefässen durch einen Stiel verbunden sind. Sie liegen in einem die Basis von kiemenartigen Lamellen einnehmenden Hohlraum, und zeigen ein wechselndes Spiel von Systole und Diastole. Sie können so den bei Nephelis (s. oben) vorkommenden blasigen Erweiterungen an die Seite gesetzt werden. Trotz ihrer Lagerung in einer Anzahl (11) der respiratorischen Anhänge, haben sie keine unmittelbare Beziehung zum Kreislauf in letzteren, da die jene versorgenden Blutgefässe nicht von den Seitengefässen stammen.

Was die *Scoleinen* betrifft, so ist ausser der reichlichen Entfaltung des Gefässapparats bei den erdbewohnenden Lumbricinen das Vorkommen eines visceralen Bauchgefässes hervorzuheben, welches den Limicolen abgeht. Sehr mannichfach verhalten sich die letzteren bezüglich der Vertheilung der visceralen und parietalen Queranastomosen, worüber CLAPARÈDE (Recherches s. les oligochètes) genaue Auseinandersetzungen gibt. Bei einigen sind die parietalen Gefässschlingen nur mit den Bauchgefässen verbunden, so bei Lumbriculus Hoffmeisteri, nach LEYDIG auch bei Phreoryctes Menkeanus. In welcher Beziehung ein bei letzterem vorkommender, über dem Anfange des Mitteldarms liegender unpaarer Sack zum Gefässystem steht, ist noch zu ermitteln. LEYDIG fand ihn an 6 Septis, durch Ausstülpung der letzteren gebildet, und mit Blutgefässschlingen gefüllt. — Blinddarmartige Anhänge besetzen parietale und viscerale Anastomosen bei Lumbriculus variegatus. Sie sind contractil, zuweilen verästelt. Bei einzelnen Lumbricinen findet sich an dem Capillarnetze der Schleifencanäle eine Anzahl von rundlichen Erweiterungen vor. Diese »Aneurysmen« bieten zuweilen eine sehr regelmässige Anordnung. Die der 8. Metamere angehörige parietale Gefässanastomose ist bei allen Limicolen zu einem weiten Schlauche entwickelt. Sie ist aber nicht das ausschliessliche Organ für die Blutbewegung, da mit Ausnahme des Bauchgefässes der grösste Theil der grösseren Gefässe contractil ist. Bei Nemodrilus filiformis ist übrigens auch das Bauchgefäss an seinem vordern Abschnitte contractil. Ein contractiles Bauchgefäss findet sich auch bei den *Chätopoden* wieder, bei Clymene und Maldane, und contractile Seitengefässe sind von HUXLEY bei Protula Dysteri beschrieben worden. Die als Herzen fungirenden Abschnitte des Gefässystems der Chätopoden sind bis auf die bereits oben angegebenen Fälle Abschnitte des dorsalen Längsstammes. Der letztere steht bei Fabricia nach seiner Theilung in zwei zum Bauchgefäss umbiegenden Schlingen mit zwei an der Kiemenbasis liegenden contractilen Blasen in Verbindung, die als Herzen fungiren. Dieses einfache Rückengefäss soll nach METSCHNIKOW (Z. Z. XV. S. 328) nur auf einer kurzen Strecke bestehen, indem es sich aus zwei zur Seite verlaufenden Längsstämmen zusammensetzt. Derartige Modificationen in der specielleren Ausführung scheinen keineswegs selten. Eine Auflösung des ventralen Längsgefässes ist ausser den bereits oben erwähnten Beispielen noch bei Psammathe beobachtet. CLAPARÈDE beschreibt hier zwei Längsgefässe, die in jedem Segmente durch doppelte Queranastomosen verbunden sind. Eine bedeutendere Auflösung der primitiven Anordnung treffen wir bei den *Siphonostomen* an jenem Körperabschnitte, wo der Mitteldarm eine magenartige Erweiterung zeigt.[1] Das Dorsalgefäss setzt sich da mit einem dünnen nur von den Körperwänden Gefässe aufnehmenden Zweige in der ursprünglichen Richtung fort, während es mit zwei stärkeren Aesten zu den Seiten jenes Magens tritt. Diese verlaufen gerade nach vorne, um vor dem Magen das Rückengefäss wieder zusammenzusetzen. Dieses von neuem entstandene Rückengefäss besitzt eine nicht unbedeutende Erweiterung, die wahrscheinlich als Herz fungirt, und verläuft dann gerade zu den Kiemen. Der ventrale Abschnitt des Gefässystems bietet ähnliche Abweichungen dar. Aus den Kiemen führen nämlich zwei seitliche Gefässtämme das Blut zurück. Diese folgen wieder dem Magen und gehen hinter demselben in einen den Darm umgebenden Gefässring über, aus welchem ein einfacher Ventralstamm zum hintern Körpertheile führt. Als Andeutung des Verhaltens bei anderen

Anneliden setzt sich vom Ringgefässe aus auch nach vorne zu ein ventraler Zweig fort, der jedoch bald in feiner Vertheilung sich auflöst. (QUATREFAGES, Ann. sc. nat. XII. S. 298).

Gleich ansehnlich modificirt ist der Gefässapparat der *Polyophthalmen*. Es bestehen zwei Bauchgefässe, das eine schon am Kopfe entstehende und längs des Munddarms zum Mitteldarme verlaufende, verhält sich visceral, indem es am Ende des Mitteldarms in ein in die Wandung des letzteren eingelagertes lacunäres Canalsystem ausmündet. Hier tritt auch das zweite, parietale Bauchgefäss ein, welches aus zwei vom Rückengefässe kommenden, den Munddarm weit umgreifenden Gefässschlingen entstanden ist. Längs des ganzen Mitteldarms fehlt ein Rückengefäss. Das engmaschige Canalnetz am Mitteldarme geht nämlich erst am vordersten Theile des letzteren in einen von der Darmwand abtretenden weiten und kurzen Gefässtamm über, von welchem ausser den beiden Anfängen des parietalen Bauchgefässes auch ein Rückengefäss entspringt. Jener erweiterte Gefässtamm, den man als Anfang des Rückengefässes betrachten muss, ist durch Einschnürungen von den herzartig erweiterten Anfängen des parietalen Bauchgefässes abgesetzt, und zeigt sich sowie diese contractil, so dass hierin ein ähnliches Verhalten wie bei vielen Scoleinen, ferner bei Arenicola u. a. gegeben ist. (QUATREFAGES, Ann. sc. nat. T. XIII. S. 47. CLAPARÈDE, Glanures S. 49.) Die Auflösung von Gefässen am Darme in lacunäre Räume ist von MECZNIKOW (l. c.) auch bei Fabricia gesehen worden, und trifft sich wohl noch häufiger, wenn man beachtet, dass in vielen Fällen die visceralen Queranastomosen eine plexusartige Anordnung zeigen.

Am Gefässapparate von *Balanoglossus* ist der dorsale Längsstamm sowohl in Lagerung als in Function dem der Anneliden vergleichbar. Er verhält sich aber nur am hintern Körperabschnitte bis zu dem respiratorischen Darmtheile einfach. Am hinteren Ende des letzteren theilt er sich nach KOWALEWSKY in zwei mediane über einander liegende und zwei laterale Stämme. Von den ersteren verläuft der obere gerade nach vorn über den Kiemenapparat hinweg, um erst vor diesem sich zu theilen und mit zwei Gefässbogen in das Ventralgefäss einzumünden. Das untere Dorsalgefäss versorgt das Gefässnetz der Kiemen, ist somit Kiemenarterie. Die beiden aus dem dorsalen Hauptstamme hervorgehenden lateralen Stämme verlaufen am Rande des Kiemenapparates, und senden Zweige ab, die sich an die vordern Körpersegmente vertheilen. Die lateralen Hauptstämme sind mit dem ventralen Gefässe verbunden, in welchem das Blut nach hinten strömt. Sie nehmen Gefässe aus den Kiemen auf, und fungiren so als Kiemenvenen.

§ 83.

Das Gefässystem der *Gephyreen* bietet mancherlei Eigenthümlichkeiten, so dass nicht blos seine Ableitung von dem Circulationsapparate anderer Würmer, sondern selbst die Vergleichung der einzelnen Befunde unter einander mit einigen Schwierigkeiten verknüpft ist. Offenbar besteht auch noch manche bedeutende Lücke in der Erkenntniss der anatomischen Thatsachen. Hier ist es vor Allem der Zusammenhang der Räume des Gefässystems mit der Leibeshöhle, der durch die Beschaffenheit der perienterischen Flüssigkeit wahrscheinlich gemacht, aber noch nicht erwiesen wurde.

Die wesentliche Anordnung des Gefässverlaufes findet sich in zwei Längsstämmen ausgedrückt, von denen der eine ventral, der andere dorsal verläuft. Sie entsprechen den bei den Anneliden vorgeführten Hauptstämmen, und zeigen wie diese die Eigenthümlichkeit, dass der ventrale längs der Leibeswand verläuft, indess der dorsale sich an den Darmcanal hält,

und ihn auf seinen Windungen und Schlingen begleitet. Die Richtung des Blutstroms ist dieselbe, wie im Rücken- und Bauchgefäss der Anneliden. Am einfachsten ergeben sich beide Gefässe in Jugendzuständen der *Sipunculiden*. Beide scheinen um den Mund mit einander in Verbindung zu stehen, und dort communiciren sie mit den Hohlräumen der Tentakel. Am hinteren Körperende hängt mit dem Rückengefässe eine Anzahl von Blinddärmen zusammen, die lebhaft sich contrahiren. Diese treten bei Sternaspis in einer anderen Bedeutung auf; indem sie auf zwei Gruppen vertheilt nach aussen büschelförmig vortreten, stellen sie Kiemen vor. Bei den Sipunculiden können diese Anhänge auch längs des ganzen Rückengefässes vertheilt sein. Das Rückengefäss zeigt sich in seinem Verlaufe gewunden bei Sternaspis, Bonellia und Echiurus. Wo die Tentakel fehlen, geht es durch eine Gefässschlinge, die auch in feinere Gefässe aufgelöst sein kann, den Mund umfassend ins Bauchgefäss über. Durch die mächtige Rüsselbildung der Bonellien wird der vordere Abschnitt des Gefässapparats sehr in die Länge gezogen. Es setzt sich hier das Rückengefäss bis zum Ende des Rüssels fort, und theilt sich in zwei, die Rüsselrinne — nämlich die lang ausgezogene Oberlippe — umfassende Zweige, die unterhalb der Mundöffnung im Körper wieder zusammentreten. Bei Echiurus fehlt mit dem Rüssel auch diese Bildung. Das aus der Vereinigung der beiden Gefässschlingen sich bildende Bauchgefäss verläuft bei Echiurus und Sternaspis unter Abgabe vieler seitlicher Aeste nach hinten. Bei Bonellia theilt es sich kurz nach seiner Bildung hinter dem Munde, wird aber dann wieder einfach. Es sendet sowohl bei Echiurus als bei Bonellia zum Darme Gefässe ab, die, mehrfach bei Echiurus vorhanden, im Mesenterium ihren Verlauf nehmen. Das vorderste dieser Gefässe bildet bei Echiurus am Darme eine ansehnliche Erweiterung, von der ein ventrales Darmgefäss abgeht, und zwei den Darm umgreifende Anastomosen zum Rückengefäss. In diesem Verhalten sehe ich nichts anderes, als eine Verbindung zwischen Rücken- und Bauchgefäss, wie solche bei den Anneliden in vielfacher Wiederholung sich trifft. Hier ist diese Einrichtung auf eine Stelle beschränkt, oder doch wenigstens da vorwiegend ausgebildet. Das von dem Annelidentypus Abweichende wird durch die Entfernung des Darmrohrs von der ventralen Medianlinie bedingt, in Folge dessen die Anastomose nicht sogleich paarig, sondern als einfaches Gefäss vom Ventralgefässe hervorgeht. Bei Bonellia sind weitere Umbildungen bemerkbar. Die Queranastomose zu dem längs des Darmes verlaufenden Rückengefäss entwickelt sich jederseits am Darme zu einem ansehnlichen Schlauche, aus dem nach vorne zu das Rückengefäss zu entspringen scheint, da sein hinterer Abschnitt entweder fehlt, oder gegen den erweiterten vorderen bedeutend zurücktritt. Auch in diesem Verhalten sind die Beziehungen zu Anneliden, wenn sie auch sehr entfernt liegen, nicht zu verkennen. Der wichtigste Unterschied findet sich in dem Fehlen zahlreicher Queranastomosen, deren höchstens nur eine längs des Darmes besteht, und diese ist dann in eigenthümlicher Weise umgewandelt. — Als Organe der Blutbewegung dienen einzelne beschränktere oder ausgedehntere Gefässtrecken, die in den einzelnen Formen sich sehr verschieden verhalten. Erwägt man nun, dass die

Entwickelung der Queranastomosen zwischen Rücken- und Bauchgefäss aus der Metamerenbildung resultirt, so wird die Vereinfachung der Queranastomosen bei den Gephyreen eben nur der Ausdruck der gering ausgesprochenen oder undeutlich sich äussernden Metamerenbildung der Gephyreen sein. Auch die Blutflüssigkeit stimmt mit jener der Anneliden überein, indem sie entweder farblos oder roth gefärbt sich darstellt.

Völlig dunkel sind die Verhältnisse des Gefässystems der *Acanthocephalen*, bei denen zwei Längsstämme beobachtet sind, die in dem Hautmuskelschlauche sich verzweigen, und auch mit einem in besondern Organen (den Lemnisken) sich findenden Canalsysteme in Verbindung stehen.

Die oben gegebene vergleichende Darstellung des Gefässystems der *Gephyreen* gründet sich auf die Angaben von Claparède und Schneider über junge Sipunculiden (vergl. S. 222), von Krohn (A. A. Ph. 1842) und M. Müller (De vermibus quibusdam etc.) über Sternaspis, sowie von Quatrefages über Echiurus, und Lacaze-Duthiers über Bonellia. Nach Semper (Z. Z. XIV. S. 419) bildet das Rückengefäss bei den echten Sipunculiden einen schmalen am Anfange der Darmspirale blindendenden Strang, der am Schlunde einen Gefässring bildet. Ein Bauchgefäss sei nicht vorhanden. Damit wären Verhältnisse gegeben, die mit Polygordius übereinkommen, bis auf die bei letzterem vorhandenen blinden Queräste. Die Binnenwände des Gefässystems sind mit Wimpern besetzt, welche an der Blutbewegung Antheil haben. Die von Keferstein und Ehlers beschriebene »Wimperfurche« auf dem Darme von Sipunculus gehört wohl gleichfalls zum Gefässysteme und stellt das den Darm begleitende Rückengefäss vor. Auch im Integumente ist ein Canalsystem entwickelt, das von Schmarda von Bonellia beschrieben ward, auch durch andere Autoren für Sipunculiden bekannt wurde.

Ob die das Gefässystem der Acanthocephalen bildenden Canäle dem Blutgefässystem der Würmer verglichen werden dürfen, scheint mir mehr als zweifelhaft. Zunächst ist es die Lagerung des Gefässnetzes, welche jene Bedenken hervorruft. Die Gefässe finden sich nämlich nicht in der Leibeshöhle, sondern in einer besonderen nach aussen von dem Muskelstratum liegenden Schichte des Integuments. Ferner scheinen sie besonderer Wandungen zu entbehren, sowie auch ihr Inhalt nicht durch contractile Abschnitte des Canalsystems selbst, sondern durch die Contractionen des Körpers, z. B. durch Ein- und Ausstülpen des Rüssels, umherbewegt wird. Auch die Entstehung dieser gefässführenden Hautschichte ist eigenthümlich. Sie geht nämlich aus der äussersten Schichte des Eies hervor, innerhalb welcher der ganze übrige Körper als sogenannter Embryonalkern sich angelegt hat. Somit bestehen eigentlich gar keine Beziehungen zum Gefässapparate der übrigen Würmer. Auch aus der Anordnung der einzelnen Abschnitte sind keine Anhaltepuncte zu einer sicheren Vergleichung zu gewinnen. Die beiden Hauptstämme treten aus dem Gefässnetze des Hinterleibes hervor, und bilden in den die Lemnisken bergenden Theilen gleichfalls ein Gefässnetz, ohne mit den Gefässen der Lemnisken in Zusammenhang zu stehen. Im Halstheile des Körpers vor den Lemnisken liegt ein Ringgefäss, in welches sowohl die Gefässe des Rüssels einmünden, als auch die Längsstämme und die Gefässe der Lemnisken, die letzteren jedoch erst mittelbar durch Verbindung mit den Rüsselgefässen, so dass von jenem Ringgefässe aus nach hinten zu keine Verbindungen bestehen. Den Inhalt dieses Apparats bildet eine mit vielen feinen Körnchen ausgestattete Flüssigkeit, die durch die Färbung der Körnchen häufig lebhaft roth erscheint. Was das Gefässystem der Lemnisken (vergl. Excretionsorgane) betrifft, so

steht dasselbe nur im vordern Theile mit den Hautgefässen in Zusammenhang. Es wird jeder Lemniscus von einem ringförmigen Gefässtämmchen umzogen, welches ein das Parenchym durchsetzendes Netzwerk abgiebt. Bei Echinorhynchus gigas durchzieht noch ein grösseres Gefäss die Mitte des Lemniscus (RUDOLPHI, Entozool. I. S. 254. WESTRUMB, S. 53. Ausser diesen beiden Autoren vergl. man noch v. SIEBOLD, Vergl. Anat. S. 133. GREEFF, A. Nat. 1864. S. 101.) In diesem Canalsystem möchte ich ein Ernährungsorgan eigenthümlicher Art sehen. Von aussen her aufgenommene Substanzen werden durch die Cuticularschichte des Integuments, die, wie es scheint, von Porencanälen durchsetzt ist, in diese Canäle eindringen können, und vermögen sich von do aus im Hautschlauche zu vertheilen, so dass ähnliche Beziehungen wie beim Gastrovascularapparate der Cölenteraten gegeben sind. Durch die in die Leibeshöhle vom Integumente her einragenden Lemnisci wird eine directere Wechselbeziehung des Inhalts derselben mit dem Canalsysteme der Haut (durch den Gefässreichthum der Lemnisci) möglich gemacht. — Die Vergleichung mit andern Apparaten muss vorläufig als völlig resultatlos bezeichnet werden.

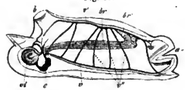
§ 84.

In den bisher betrachteten Formen des Blutgefässystems war die Rolle des Centralorgans an die mannichfaltigsten Abschnitte übertragen, und es bot sich in dieser Hinsicht, nicht minder wie in der Zahl der vorwiegend contractilen Strecken eine grosse Mannichfaltigkeit. Dadurch entsteht ein Gegensatz zu den *Tunicaten*, bei denen das Gefässystem wenigstens in den wichtigsten Puncten, übereinstimmende Verhältnisse darbietet. Diese sprechen sich vor allem in dem Vorhandensein eines Herzens aus, welches aus einer Strecke des ventralen Längsstammes hervorgegangen sein muss. Auch da, wo es den einzigen Abschnitt der Blutbahn bildet, hat es eine ventrale Lage. Es erscheint allgemein als rundlicher oder länglicher Schlauch, in der Regel von einem dünnwandigen Pericardium umgeben, zwischen den Eingeweiden und der Kieme angebracht. So nimmt es bei den *Appendicularien* das frei in der Leibeshöhle circulirende Blut auf und giebt es wieder ab, ohne mit Gefässen in Verbindung zu stehen, so dass die Blutbewegung eine im Ganzen wenig regelmässige ist. Eine höhere Stufe nehmen die *Ascidien* ein. Das langgestreckte Herz derselben liegt in der Nähe der Verdauungs- und Geschlechtsorgane und biegt sich an beiden Enden in je ein Gefäss um, von welchen das eine in ventraler Richtung sich in ein das Kiemengerüste durchsetzendes, netzförmiges Lacunensystem verlängert. Die Gefässwände gehen einfach in die Wandungen der betreffenden Körpertheile über, ohne fernerhin gesonderte Membranen darzustellen. Aus diesem Maschenwerke von Hohlräumen sammelt sich auf der Dorsalseite des Kiemensackes ein grösserer Canal, der mit weiteren Bluträumen der Leibeshöhle in offener Verbindung steht. Aus diesen entspringen reiche, oft zierlich angeordnete Lacunennetze, welche den Mantel der Thiere durchziehen, und die dann, wie jene der Leibeshöhle, wiederum mit dem andern Ende des Herzens verbunden sind.

Bei den *Salpen* besteht eine ähnliche Einrichtung. Der kurze, dünnwandige, meist durch Einschnürungen abgetheilte Herzschlauch (Fig. 53. *c*)

liegt an dem Ventralansatze des Kiemenbalkens (*br*) und steht auf der einen Seite mit einem grossen an der Bauchseite verlaufenden Gefässcanale (*v*) in Verbindung, sowie er an dem andern Ende sich gleichfalls in einen Gefässcanal fortsetzt; der letztere geht bei den mit einem sogenannten Nucleus (*vi*) versehenen Formen in ein diesen durchziehendes Hohlmaschensystem über. Bei den übrigen Salpen theilt er sich in mehrere Zweige, die nach dem Rücken verlaufen, um dort in einen Längscanal sich fortzusetzen. Dieses Rückengefäss (*v'*) steht durch eine Anzahl vielfach unter einander anastomosirender Quercanäle (*v''*) mit dem Bauchstamme in Verbindung. Zwischen dem vorderen Theile des Rückengefässes und dem hinteren aus dem Herzen hervorkommenden Gefässe besteht noch eine directe Communication, die durch mehrere die Kieme durchziehende und dort sich verzweigende Gefässe hergestellt wird. —

Fig. 53.



Allen Tunicaten eigenthümlich ist die wechselnde Richtung des vom Herzen in Bewegung gesetzten Blutstromes, der bald nach der einen, bald nach der andern Seite hin bewegt wird, so dass also von einem arteriellen oder venösen Abschnitte der Blutbahn nicht wohl die Rede sein kann. Wenn das Herz eine Reihe von Pulsationen nach der einen Richtung hin vollführt hat, so tritt plötzlich ein Moment des Stillstandes ein und es beginnen die peristaltischen Bewegungen des Herzschlauches nach der entgegengesetzten Richtung. Auch diese Erscheinung ist auf Rechnung einer unvollkommenen Ausbildung des Circulationsapparates zu setzen, wie sie sich auch im feineren Verhalten der Canäle ausspricht.

Athmungsorgane.

§ 85.

Bei einer grossen Anzahl von Würmern sind besondere, den Athmungsprocess vermittelnde Organe nicht vorhanden, und der Gasaustausch wird hier wohl durch das Integument bewerkstelligt, wozu das sehr verbreitete Vorkommen eines Wimperepithels (bei den Strudelwürmern, bei Nemertinen, und auch bei Anneliden) vorzüglich geeignet erscheint. Bei den niederen Würmern scheint diese Function über die ganze Körperoberfläche gleichmässig vertheilt zu sein, da bei ihnen keine bevorzugten Localitäten sich

Fig. 53. Circulationssystem von *Salpa maxima*. *a* Eingangsöffnung. *b* Auswurfsöffnung. *br* Kiemenbalken. *br'* Ansatz der Kieme an der oberen Körperwand. *vi* Eingeweideknäuel (Nucleus). *c* Herz. *v* Bauchgefässtamm. *v'* Rückengefässtamm. *v''* Verbindende Quergefässtämme. (Die feineren Verästelungen der Gefässe sind nicht angegeben.) (Nach Milne-Edwards.)

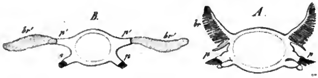
unterscheiden lassen. So bei allen Plattwürmern, selbst den Nemertinen, deren wimpernde Kopffurche wohl schwerlich, wie man früher einmal geglaubt hat, Beziehung zur Athmung besitzt. Ausser dieser allgemeinen Hautathmung ist noch der Eintritt von Wasser in die Leibeshöhle von Wichtigkeit, wie er nicht nur bei den Rotatorien nachweisbar, sondern auch bei Anneliden sich findet. Dagegen dürfte dem früher als Wassergefässystem angesprochenen Canalapparate, der bei Würmern in grösster Verbreitung besteht, keine directe Betheiligung heim Athemprocesse zukommen, da er viel eher zur Ausfuhr von Flüssigkeit aus der Leibeshöhle dient. (Vergl. Excretionsorgane.) Doch gehören die Erwägungen, in welchem Maasse das eine oder das andere Organ sich bei irgend einer Function betheiligt, nicht ins Gebiet der vergleichenden Anatomie.

In bestimmter Form treten Athmungsorgane bei den *Bryozoën* auf, wo die bereits oben geschilderte Tentakelkrone, die zugleich den einzigen nicht von einem Gehäuse bedeckten Körpertheil ausmacht, als Athemorgan gelten muss, obgleich dieses schwerlich ihre einzige Bedeutung ist. Dann finden sich Kiemen bei den Annulaten, ergeben sich aber auch noch da als aus mannichfaltigen Anpassungszuständen hervorgegangen, so dass sehr verschiedene Gebilde Umwandlungen zu Athemorganen eingingen. — Unter den *Hirudineen* sind bei Branchellion lamellenartige Ausbreitungen des Integuments, die durch das Vorkommen eines Blutgefässnetzes als Kiemenblätter sich darstellen, an den Seiten des Körpers angebracht. Damit kommen sie wenigstens functionell mit Gebilden überein, die bei den *Chätopoden* unter den Anneliden verbreitet getroffen werden. Obgleich auch in dieser Abtheilung Athemorgane als besondere Gebilde häufig fehlen, selbst bei Gattungen, die Kiementragenden nahe verwandt sind, Glycereen z. B., so ist doch die Bildung jener Organe insofern eine typische, als sie in verschiedenartigen Stadien der Ausbildung vorkommen. Zweierlei verschiedene Formen von solchen Kiemenbildungen können unterschieden werden.

1) In dem einen Zustande treten die Kiemen als Anhangsgebilde der einzelnen Körpersegmente auf. Sie erscheinen als Modificationen der Cirren, welche den Parapodien angefügt sind, oder auch als besondere Anhänge. Im einfachsten Zustande zeigen die Cirren keine besondere Umbildung, ausser einer Fortsetzung der Leibeshöhle, so dass die perienterische Flüssigkeit in jene Anhänge eintreten kann. Das Vorkommen von Cilien auf den Cirren ist für deren respiratorische Bedeutung von Belang. Indem die Wand der Cirren an einzelnen Stellen bedeutend dünner ist, werden diese für das Zustandekommen des Gasaustausches bevorzugt erscheinen. In der Regel sind es die dorsalen Cirren, welche zu Kiemen umgewandelt sind. Durch den Eintritt von Blutgefässen wird die Beziehung zur Athemfunction bestimmter hervorgehoben. Diese Gefässe scheinen in einzelnen Fällen in einen gemeinsamen Raum zu führen, so dass ein- und ausführende Gefässe im Innern der Kiemen nicht von einander geschieden sind (Quatrefages), in anderen Fällen sind die Blutgefässe auch in den Kiemen gesondert. In dem einfachsten Verhalten bildet eine parietale Queranastomose zwischen Rücken- und

Bauchgefäss eine in die Kieme gelagerte Schlinge. Die Kiemen bleiben entweder einfache Fortsätze, die zuweilen eine blattförmige Gestalt annehmen können, oder sie zeigen Ramificationen in verschiedenem Grade. Die erstere Form kommt zu einer hohen Entwickelung bei den Aphroditeen, wo sie sogenannte Elytren vorstellen. Als sehr verlängerte einfache Fäden erscheinen sie bei Cirratulus. Die andere Form umfasst die exquisiteren Kiemen; sie können entweder kammförmig gestaltet sein (Euniceen) (Fig. 54. *A. br*), oder auch baumförmig verästelt (Fig. 51. *br*) (z. B. bei

Fig. 54.



Amphinomeen) erscheinen. Da nicht selten neben ihnen noch ein Dorsalcirrus vorhanden ist, so erscheinen sie damit als selbständigere Gebilde, sowie sie auch häufig von den Parapodien sich entfernen und direct von der Rückenfläche des Wurmes entspringen. Ihre Verbreitung über den Körper findet in verschiedenem Maasse statt. Bald treffen sie sich an allen Körpersegmenten, gegen das Körperende meist in geringerem Umfange (Eunice sanguinea, Amphinome). Bald sind sie auf eine Anzahl von Segmenten beschränkt. Gegen die kiemenlosen Segmente zu gehen sie allmählich in rudimentäre Bildungen über. So treffen wir Kiemen an den mittleren Segmenten des Körpers bei Arenicola, bei Hermella. Bei den Röhrenbewohnern ruft die Lebensweise die Ausbildung vorderer, das Schwinden hinterer Kiemen hervor. An drei vorderen Segmenten besitzen die Terebellen verästelte Kiemenbüschel (Fig. 52. *br*). An zweien trägt Pectinaria kammförmige Kiemen, und einfache fadenförmige Anhänge sind an derselben Stelle bei Branchiosabella und Sabellides vorhanden. So kann an den dorsalen Parapodien der verschiedensten Körperabschnitte eine Kiemenentfaltung stattfinden.

2) Ein anderer Kiemenapparat bildet sich bei manchen Anneliden am Kopfe aus. Dieser ist von den Segmentalkiemen, als welche auch noch die der Terebellen anzusehen sind, dadurch verschieden, dass er aus Organen gebildet wird, die nicht auf den übrigen Körperabschnitten wiederkehren. Das sind zunächst die auf dem Kopflappen angebrachten Fühler, die häufig eine büschelförmige Gruppirung zeigen. Während sie bei einigen, wie z. B. bei Pectinaria und bei Terebella, mehr als Tastorgane erscheinen und nur perienterische Flüssigkeit in ihren Binnenraum aufnehmen, indess andere blut-

Fig. 54. Senkrechte Querdurchschnitte von Ringelwürmern, zur Darstellung der zwischen Kiemen und Cirren bestehenden Homologie.
A. Querdurchschnitt von *Eunice*. *B*. von *Myrianida*. *p* Bauchstummel. *p'* Rückenstummel. *br* Kiemen. *br'* Cirren.

führende Kiemen bestehen, so erscheinen dieselben Gebilde wiederum als zweifellose Athemorgane bei den Pheruseen (Siphonostomum). Eine bedeutende Ausbildung erlangen sie bei den Sabelliden, wo sogar ein besonderes Stützorgan (ein Knorpelskelet, v. S. 175) sich in ihnen entwickelt hat. Sie stehen entweder einfach im Kreise am Kopftheile des Körpers, die Mundöffnung umgebend, und nur in der Medianlinie nach beiden Seiten von einander getrennt, oder sie sind jederseits an ihrer Basis zu einer besonderen Gruppe vereinigt (Serpula, Spirorbis). Der letztere Zustand entwickelt sich bei Sabella zu der bereits oben (S. 185) erwähnten eigenthümlichen Einrichtung. An jedem dieser Kiemenfäden findet sich ein dichter Besatz mit secundären Fiederchen, in welche ebensowohl das Knorpelskelet, als das längs des Fadens verlaufende Blutgefäss eindringt.

Unter den *Gephyreen* sind gleichfalls zwei differente Formen der Kiemenbildungen gegeben, die jedoch mit jenen der Anneliden wenig Gemeinsames aufweisen. Wir müssen sie deshalb als Bildungen ansehen, die erst innerhalb dieser Abtheilung aufgetreten sind. Die eine Form wird durch die Tentakel der Sipunculiden gebildet, deren Binnenräume von Blut durchströmt werden. Die andere Form findet sich bei Sternaspis vor; sie ist aber bei Sipunculiden bereits angedeutet. In Jugendzuständen gewisser Sipunculiden ist das Rückengefäss am hinteren Leibesende mit kleinen contractilen Blindärmchen besetzt. An der gleichen Fläche besitzt Sternaspis zwei dichte Büschel protractiler Fäden, die über die Körperoberfläche sich fortsetzen, und mit Blutgefässen versehen sind. Die letztern treten in den Anfang des mit dem Darme verlaufenden Rückengefässes. Es besteht somit im Wesentlichen eine ähnliche Einrichtung wie bei jenen Sipunculiden, mit dem Unterschiede, dass bei Sternaspis die Gefässe in Verlängerungen des Integuments übergehen.

In den Kiemenbildungen der Ringelwürmer ist eine Localisirung der Function auf bestimmte, besonders ausgebildete Theile des Integumentes zu erkennen. Es ist also der bei niederen Würmern vorhandene Zustand der Hautathmung hier gleichfalls gegeben, aber er ist weiter entwickelt durch die Differenzirung besonderer Organe, sowie durch die Betheiligung des Blutgefässystems. Dieses bietet in den Kiemen zuweilen eigenthümliche Erweiterungen, Ampullen, dar, die QUATREFAGES von Hermella näher beschrieb. Sie finden sich nach demselben Autor auch noch bei anderen Anneliden (Eunice). Die blasenförmige Erweiterung der Blutgefässe unter dem wahrscheinlich als Kieme fungirenden Rückencirrus von Psammathe cirrata gehört gleichfalls in die Reihe dieser Bildungen. Durch die Verbreitung von Cilien auf den Kiemen wird ein rascherer Wechsel des umgebenden Mediums hervorgerufen. Andere bewimperte Körperanhänge, wie Fühler und Fühlercirren, haben wohl gleichfalls respiratorische Bedeutung, wenn auch nur die perienterische Flüssigkeit in sie dringt. Bei solchen Würmern, welche Kiemen besitzen aber des Blutgefässystems entbehren, wird der Athemact bestimmt an der perienterischen Flüssigkeit vollzogen. Dasybranchus ist hiefür ein Beispiel. Bei dieser Gattung zeigt sich ausserdem das eigenthümliche Verhältniss, dass die verästelten Kiemen eine ventrale Stellung besitzen (CLAPARÈDE, Glanures. S. 58). Sie sitzen dicht an den rudimentären ventralen Parapodien, und dürften aus Umbildung von Bauchcirren hervorgegangen sein. Sie können völlig eingezogen werden. — Der Cilienbesatz an den Kiemen erscheint sehr mannichfaltig. Sie sind zuweilen an

der ganzen Oberfläche bewimpert, zuweilen nur an einer Seite, wo dann in einzelnen Fällen die Blutgefässschlinge dicht anlagert (z. B. bei Pygospio nach Claparède). In einer Spiraltour sind die Cilien bei den Kiemen von Hermella angeordnet. —

Die Beziehungen der Tentakelbüschel der Terebellen u. a. zu den Kopfkiemen der Sabelliden werden durch die Beschaffenheit dieser Tentakel bei Branchiosabella erläutert. Indem hier an den ersten Segmenten dicht hinter dem Kopfe zwei Paar wirkliche blutführende Kiemenfäden vorkommen, zeigen sich die Tentakel mit den Kiemen der Sabelliden nur dadurch verwandt, dass sie eine doppelte Papillenreihe als Andeutung einer Fiederbildung aufweisen. So bilden sie ein Verbindungsglied gegen die Sabelliden, bei denen mit dem Verluste der dorsalen Kiemen die Tentakel als Kopfkiemen in Function treten und dabei die schon mehrfach berührte eigenthümliche Ausbildung mit dem Auftreten eines inneren Stützapparates erlangen. —

In wiefern die blasenförmigen Hinterleibsanhänge bei Priapulus den Kiemen von Sternaspis vergleichbar sind, bleibt noch zu ermitteln.

Bei einer bestehenden Communication der Leibeshöhle mit dem umgebenden Wasser durch besondere Oeffnungen oder durch die bei den Excretionsorganen in näheren Betracht zu nehmenden Apparate ist eine Vermischung von Wasser mit der perienterischen Flüssigkeit ein bei der Athmung mit anzuschlagender Factor. Es bedarf aber in dieser Beziehung noch bestimmter Feststellungen der Thatsachen.

Für die Respiration der Würmer ist vielleicht auch der Darmcanal von Wichtigkeit. In jenen Fällen, wo mit der Nahrung zugleich Wasser aufgenommen wird, und die Darmwand mit Cilien besetzt ist, ist jene Beziehung nicht ausser Acht zu setzen. Bei der für genaue physiologische Ermittelungen so geringen Zugänglichkeit dieser Organismen kann über solche Verhältnisse jedoch kein nur annähernd sicheres Urtheil gefällt werden. Ueber die Respiration der Anneliden ist Quatrefages nachzusehen (Ann. sc. nat. Ser. III. T. XIV. S. 290).

§ 86.

Den Respirationsorganen der Anneliden und Gephyreen völlig fremd erscheint die bei den *Enteropneusti* (*Balanoglossus*) bestehende Einrichtung. Während bisher die eigentlichen Respirationsorgane äussere Anhänge waren, oder wenn innere Organe, doch nur solche, welche ursprünglich einer anderen Verrichtung dienten, so findet sich das bezügliche Organ hier mit dem Anfange des Darmrohrs in Verbindung. Dieser Abschnitt wird durch seitlich einspringende Vorragungen (Kiemenbogen) in zwei über einander verlaufende Halbrinnen geschieden, die in der Medianlinie mit einander communiciren. Die dorsale Halbrinne trägt in ihrer Wandung ein zierliches Gerüste von Chitinlamellen von Epithel überkleidet, das Kiemengerüste. Zwischen den Kiemenbogen, sowie den sie bildenden mehrfachen Lamellen finden sich Spalten, welche jederseits zu einer Reihe von Oeffnungen (Spiracula) führen und mit diesen auf der Körperoberfläche ausmünden. Am Kiemengerüste verbreitet sich ein Gefässnetz. Durch die Mundöffnung aufgenommenes Wasser strömt durch die obere Darmrinne in den Kiemenapparat und wird durch die Reihe von Spiraculis wieder nach aussen getrieben. — Bei einer Vergleichung dieser Einrichtung mit den Athmungsorganen anderer Würmer können nur noch die Tunicaten in Betracht kommen. Ausserdem ergeben sich noch Anknüpfungspuncte zu den Wirbelthieren, nämlich zu Leptocardiern und Cyclostomen. Gemeinsam mit beiden ist die Verbindung des

Athemapparates mit dem Anfang des Darmrohrs. Eine speciellere Vergleichung ist jedoch auch hier unmöglich. Bei alledem ist jene Vorrichtung von hoher Wichtigkeit, indem sie die Reihe organologischer Differenzirungen eröffnet, in welcher wir, zugleich mit vielen anderen von der Organisation des Balanoglossus sehr verschiedenen Einrichtungen, die Athemorgane niederer Wirbelthiere antreffen.

Dieser von Kowalewsky zuerst genauer ermittelte Respirationsapparat zeigt seine Gliederung bei einer kleineren Art (B. minutus) jener des Körpers entsprechend. Bei B. clavigerus dagegen trifft eine Anzahl von Kiemenbogen auf jedes der dem Kiemenapparat zugehörigen Körpersegmente. Bezüglich des Baues der Kiemenbogen ist zu bemerken, dass jeder derselben aus drei durch Querstäbe verbundenen senkrechten Platten gebildet wird. Die mittleren Platten jedes Bogens sind am lateralen Ende bogenförmig mit den benachbarten vereinigt, während die äusseren Platten nur durch Weichtheile mit ihren Nachbarn verbunden sind. In der dorsalen Medianlinie hängt das Gerüste der beiderseitigen Kiemenbogen durch eine derbe (Chitin-) Haut zusammen. Wie theilweise schon aus dem oben Bemerkten hervorgeht, umfasst dieses Bogensystem nicht die ganze Circumferenz des Darms, sondern nur dessen dorsale Hälfte, so dass es von aussen nur am Rücken des Thieres in Form von Hervorragungen sichtbar ist.

§ 87.

Während bei Balanoglossus der Anfang des Darmrohrs der Länge nach in einen respiratorischen und nutritorischen Abschnitt getheilt wird, ist die Theilung bei den *Tunicaten* in anderer Richtung vor sich gegangen, der ganze vorderste Abschnitt fungirt vorwiegend für respiratorische Zwecke, und stellt als eine bedeutende Erweiterung den sogenannten Athemsack vor. An den Wandungen dieses Hohlraumes findet die Respiration statt, im Grunde derselben beginnt der der Nahrungsaufnahme dienende Theil des Tractus intestinalis. Diese Einrichtung erleidet in den einzelnen Abtheilungen der *Tunicaten* sehr bedeutende Modificationen. Die der Stammform der Tunicaten am nächsten stehende muss bei den *Ascidien* und *Appendicularien* gesucht werden. Hier finden wir bei den pelagischen *Appendicularien* die einfachsten Einrichtungen, die jedoch nicht in Allem an die weiter differenzirten Zustände Anschlüsse bieten. Der kurze Athemsack besitzt nämlich in seinem Grunde zwei rundliche, wimperumsäumte Oeffnungen, die zur Eingangsöffnung des Darmcanals symmetrisch gelagert sind. Diese Spiracula stellen kurze, trichterförmige Röhren vor, welche neben der Analöffnung nach aussen münden (Huxley). In der bei den Larven der festsitzenden Ascidien gebildeten Athemhöhle findet sich einige Zeit lang ein ganz ähnliches Spaltenpaar, welches aber weder direct nach aussen, noch in die Leibeshöhle, sondern in einen den Athemsack umgebenden Binnenraum führt. Nach und nach treten zu dem ersten Spaltenpaare neue hinzu und so bildet sich allmählich die ganze Wandung der Athemhöhle zu einem Gitterwerk um, dessen feine in Reihen geordnete Spalten mit Wimpern umgeben sind. In den Stäben des Gitterwerks verlaufen die Bahnen des respirirenden Blutes. Das durch die Eingangsöffnung einströmende Wasser tritt durch die Spalten in den um den Athemsack befindlichen Raum, von wo es zur gemeinschaftlichen Aus-

wurfsöffnung geleitet wird. Bei den zusammengesetzten Ascidien sind die Auswurfsöffnungen einer Anzahl von Individuen zu einer gemeinsamen Oeffnung vereinigt, so dass jede Gruppe durch eine einzige im Centrum gelegene von den Athemsacköffnungen umgebene Auswurfsöffnung ausgezeichnet ist.

Das Gitterwerk der Kieme bietet theils in der Anordnung der es zusammensetzenden Stäbe, theils in der Form und Zahl der Spaltenreihen ausserordentliche Verschiedenheiten, sowie auch Vorsprungsbildungen mannichfacher Art, die bald leistenförmig, bald in Form von Papillen von ihm ausgehen, und neue Complicationen hervorrufen. Am auffallendsten sind die bei Ascidien vorkommenden zungenförmigen Fortsätze (Languets), welche in einer dorsalen Längsreihe stehen. Ihnen gegenüber liegt die allen Tunicaten zukommende »Bauchrinne«, die eine von der Eingangsöffnung her zum Munde führende wimpernde Furche vorstellt. Indem hier Nahrungsstoffe dem Darmcanale zugeführt werden, drückt sich dadurch noch die Abstammung der Athemhöhle von einem Theile des Nahrungscanals aus und die ganze Einrichtung lässt sich dem Verhalten von Balanoglossus an die Seite setzen. Unter der Bauchrinne liegt ein stabförmiger aber gleichfalls meist rinnenartig ausgehöhlter Körper, das »Endostyl«, welches die Function eines Stützapparates der Bauchrinne zu besitzen scheint.

Während die in Colonien vereinigten Pyrosomen die Einrichtung der Athemhöhle mit den übrigen Ascidien theilen, ist bei den anderen Tunicaten eine Umgestaltung dadurch eingetreten, dass der respiratorische Apparat nicht mehr die ganze Athemhöhle auskleidet, sondern nur an einer beschränkten Fläche angebracht ist. *Anchinia* kann als Uebergangsform betrachtet werden. Der der Athemhöhle der Ascidien entsprechende weite Raum birgt hier in seinem Grunde die Kieme, die nur zwei Querspaltreihen trägt. Zwischen beiden Reihen findet sich der Eingang in den Darmcanal, welch' letzterer dicht unter der Kieme seine einfache Schlinge bildet. Die Kiemenspalten führen aus der Athemhöhle direct in die Cloake, die hier der Athemhöhle gerade gegenüber liegt, nur durch Kieme und Darm davon getrennt. Die letzteren bilden so eine Art Scheidewand zwischen zwei Binnenräumen, davon der eine die Eingangs-, der andere die Auswurfsöffnung trägt. Da nun diese beiden Oeffnungen nicht mehr wie bei den Ascidien nahe bei einander, sondern einander diametral gegenüber liegen, kann man beide Räume als einen einzigen nur von der Kieme durchsetzten Raum ansehn. Ganz ähnlich verhält sich *Pyrosoma*, besonders in den Jugendzuständen, indess die Kieme später eine relativ bedeutendere Ausdehnung erhält. Eingangs- und Auswurfsöffnung stehen sich aber auch hier gegenüber. Die letztere mündet in den Binnenraum des von der Colonie gebildeten Zapfens aus. Ferner schliesst sich hier *Doliolum* an, wo derselbe noch mehr in die Länge gezogene Raum noch einheitlicher sich darstellt, indem der bei Anchinia und Pyrosoma mehr in dies Septum eingebettete Darm, sich hier näher an die Wandung lagert. Das Septum wird demnach fast ausschliesslich von der Kieme gebildet. Daraus lassen sich die bei den Salpen vorhandenen Einrichtungen ableiten. Die weite Athemhöhle verhält sich wie bei den vorigen, mit einer vordern Eingangs- (Fig. 53. *a*) und hintern Auswurfsöffnung (*b*)

versehen, allein die Kieme bildet keine Scheidewand mehr, sondern stellt einen von vorne und oben nach hinten und unten ziehenden Balken (Fig. 53. *br*) vor, der nur an den Enden mit der Wand der Kiemenhöhle verbunden ist. Zu beiden Seiten des Kiemenbalkens stehen beide Abschnitte der Athemhöhle unter einander in offener Communication. Somit sind denn mit dieser Ablösung der Kieme von der Wand der Athemhöhle die letztere zusammensetzenden beiden Räume vollständig zu einem vereinigt. Der vordere Abschnitt bietet in dem Besitze der Bauchrinne und des Endostyls charakteristische Merkmale für die Erkennung der Homologie mit dem Athemsacke der Ascidien, sowie auch die Mundöffnung in ihm gelagert ist.

Diese Trennung der Kiemen von der Wandung der Athemhöhle bedingt eine grössere Selbständigkeit des Organs, welches anfänglich nur durch die Wand eines Abschnittes des Darmcanals dargestellt ward. In den Kiemenbalken der Salpen nehmen reiche Blutgefässnetze ihre Verbreitung, die an beiden Insertionsstellen der Kieme mit den Bluträumen des Körpers in Zusammenhang stehen.

Die Athemorgane der Tunicaten mit den functionell gleichwerthigen Organen anderer Mollusken in Verbindung zu bringen, oder sie daher abzuleiten, sind mehrfache Versuche gemacht worden. Solche beziehen sich einmal auf Verknüpfungen mit den Bryozoën, wie das von Van Beneden geschehen. In der That könnte man sich die Einrichtungen der Tunicaten von jenen der Bryozoën her ableiten. Denkt man sich nämlich die freien Tentakel eines Bryozoon durch Querverbindungen — wie solche auch an der Basis vorkommen — unter einander verwachsen, so dass nur spaltartige Oeffnungen zwischen den einzelnen bestehen, und stellt man sich ferner vor, dass die allgemeine Körperhülle über dieses Gerüste bis zum vorderen Ende sich fortsetze, so erhält man eine Athemhöhle, die jener der Ascidien entspricht. Eine derartige Vergleichung, die ich selbst früher (in der 1. Auflage dieses Buches) vertrat, muss ich jedoch jetzt für eine irrige erklären. Sie setzt nämlich Vorgänge voraus, die nicht nur nicht nachgewiesen sind, sondern sogar den Bildungsvorgängen bei der Entstehung der Athemhöhle geradezu widersprechen. Da in der Entwickelung die Zustände vorliegen, aus denen die complicirtere Form von der einfachen her entsteht, werden wir bei dem Suchen nach einer Stammform nur soweit gehen dürfen, als die Entwickelungsgeschichte eine solche uns nachweist. Nun lehrt aber gerade die Entwickelung der Tunicaten (von denen zunächst die Ascidien in Betracht kommen), dass die Athemhöhle als ein, anfänglich mit undurchbrochenen Wandungen versehener Binnenraum auftritt, der noch als Anfang des Darmtractus betrachtet werden kann, und erst allmählich mit Spalten ausgestattet wird. (Vergl. Krohn von Phallusia A. A. Ph. 1852, S. 312.) Da also der Bildung des Kiemengitters keine Verwachsung von Fortsätzen, sondern gerade die entgegengesetzte Erscheinung der Durchbrechung einer Membran, zu Grunde liegt, wird jene Vergleichung aufgegeben werden müssen. — Eine zweite Vergleichung ist nicht weniger unrichtig. — Sie bezieht die Tunicaten auf die Lamellibranchiaten, indem sie die durch Verwachsung des Mantels entstehende Athemhöhle der Muschelthiere mit der Athemhöhle der Ascidien zusammenstellt, und die Siphonen mit der Eingangs- und Auswurfsöffnung homologisirt. In Wirklichkeit besteht aber keine Spur von Homologie, denn in den bei Lamellibranchiaten angeführten Einrichtungen sind keine typischen, d. i. ererbten Zustände, zu erkennen, sondern nur Anpassungen, die auf einige Familien beschränkt sind. Man müsste also die Tunicaten von diesen Familien ableiten wollen, träfe aber dabei sofort auf das unumstössliche Hinderniss, dass die Siphonalbildungen den ersten Entwickelungszuständen jener Muschelthiere abgehen, (vergl. z. B. die Entwickelung von Teredo,

Quatrefages Ann. sc. nat. III. xi.), dass überhaupt gerade in den frühesten Larvenzuständen beider Abtheilungen die gründlichsten Differenzen vorkommen. Da somit diese beiden Vergleichungen des Kiemenapparates der Tunicaten mit den anderen Mollusken nicht aufrecht erhalten werden können, so erscheint die oben (S. 249) angenommene Selbständigkeit dieser Organe gerechtfertigt, und wir werden für dieselben eine Stammform annehmen müssen, die von denen der übrigen Mollusken sehr verschieden ist. Bezuglich der Verbindung der Athemorgane mit dem Darmcanale kann noch an Balanoglossus erinnert werden, sowie endlich an die Vertebraten, mit denen auch sonst noch manch' gleiches Verhalten mit den Larvenformen der Tunicaten besteht.

Das in der Athemhöhle der *Appendicularien* befindliche wimpernde Spaltenpaar ist in seinen Beziehungen zur Respiration noch nicht ganz verständlich, da das Verhältniss zu einem Blutgefässystem noch nicht ermittelt ist. Es scheint sogar, als ob hier eine functionell noch ganz indifferente Organisation vorläge, die etwa nur zur Leitung des Wassers durch die noch nicht respiratorische Pharynxhöhle verwendet wird. Eine Beobachtung Huxley's, der zufolge auch Wasser durch die äusseren Ostien der Spiracula einströmen kann, bestärkt diese Vermuthung. Was die von anderen Tunicaten so sehr abweichende Einrichtung der getrennten Ausmündung der Spiracula betrifft, so kann die bei Phallusia-Larven vorkommende Duplicität der Cloekenanlage als ein vermittelnder Zustand angesehen werden, der jedoch dadurch modificirt ist, dass der Enddarm mit einer der Cloaken sich verbindet (Kaohn). Die Athemhöhle der Tunicaten besitzt ausser den oben beschriebenen Einrichtungen noch eine den Eingang umziehende, gegen die Bauchrinne leitende wimpernde Linie. Bei den *Ascidien* kann der Eingang zur Athemhöhle, ebenso wie die Cloakenöffnung durch Ringmuskulatur geschlossen werden. Bei vielen Ascidien ist die Eingangsöffnung mit papillenartigen Vorragungen besetzt, die bei einigen (Cynthia) ramificirte Fortsätze darstellen, und, vor dem Eingange ein Gitter bildend, das Eindringen von Fremdkörpern abzuwehren im Stande sind. Da in ihnen Blutgefässe sich vertheilen, so mögen sie wohl gleichfalls am Athemprocesse betheiligt sein, und »accessorische Kiemen« vorstellen (Van Beneden). (Bezüglich des mannichfachen Baues der Athemhöhlenwand ist die eben (S. 164) angeführte monographische Literatur nachzusehen.)

Dadurch, dass der Kiemenbalken der *Salpen* frei und median die Athemhöhle durchzieht, gibt er sich nicht als das Aequivalent der gesammten Kieme der Ascidien oder der Doliolen zu erkennen, er entspricht vielmehr nur einem medianen Theile derselben, jenem, welcher keine Athemspalten trägt. Demgemäss ist auch der Bau des Kiemenbalkens ein anderer, als jener der gegitterten Athemhöhlenwand der Ascidien. Seine Oberfläche bietet ein quergestreiftes Aussehen dar, welches reihenweise angeordneten colossalen Wimperhaaren — den Ruderplättchen der Ctenophoren ähnlich — seine Entstehung verdankt. Obwohl schon durch diese Einrichtung ein rascherer Wasserwechsel in der Umgebung der Kiemenbalken herbeigeführt wird, so wird derselbe doch gewiss in noch höherem Maasse durch die Verwendung der gesammten Athemhöhle zur Locomotion bewerkstelligt. Durch Einschlucken vom Wasser mittelst der vordern Eingangsöffnung, und durch Austreiben dieses Wassers zur hintern Auswurfsöffnung, vermittelst der Contraction der Muskelbänder in der Körperwand werden nicht nur rasche, stossweise erfolgende Schwimmbewegungen vollführt, sondern es wird auch jedesmal ein Wasserstrom an der Kieme vorbei geleitet. Hiebei ist nicht ausser Acht zu lassen, dass der durch die Ortsbewegung erzeugte Wechsel des umgebenden Wassers nicht allein dem speciellen Athemorgane, der Kieme, sondern auch der gesammten Körperoberfläche zu Gute kommt, so dass auch das in den inneren wie äusseren Mantelgefässen kreisende Blut den Austausch der Gase in nicht geringerem Maasse zu vollziehen im Stande ist. Huxley ist daher gewiss sehr im Rechte, wenn er die Bedeutung des Kiemenbalkens der Salpen als ausschliessliches Athemorgan in Zweifel zieht. Es wird

diese Annahme auch dadurch bestätigt, dass viele dieser Thiere längere Zeit hindurch ohne Kieme zu leben im Stande sind. Es gilt dies auch von Doliolum, von welchem manche Formen bis jetzt stets ohne Kieme angetroffen wurden.

Excretionsorgane.

§ 88.

Als Organe, welche bei den Würmern die Ausscheidung des Auswurfsstoffs vollziehen, sind nur in den wenigsten Fällen bestimmte Gebilde nachzuweisen. Für die Mehrzahl der als Excretionsorgane aufgefassten Apparate liegt keine unmittelbare Begründung dieser Deutung vor. Nur für einige ist die secretorische Bedeutung zweifellos, und von diesen schliesst man auf die andern. Denn es zeigen sich sowohl der Bau als auch die sonstigen Beziehungen dieser Organe durch die ganze Abtheilung der Würmer so vielfältig übereinstimmend, dass auch jene Apparate, deren Function bezweifelt werden könnte, gewiss hieher gezählt werden dürfen. Unbezweifelbar erscheint die morphologische Verwandtschaft, so mannichfaltig auch die Functionen sein können, welche mit jenen Organen, nach dieser oder jener Richtung sie umgestaltend, sich verbunden zeigen.

Während ein Theil der hier aufzuführenden Organe früher als Blutgefässsystem bezeichnet wurde, hat man andere wieder in enge Beziehung zur respiratorischen Function gebracht, sie als innere Athmungsorgane betrachtet. Später wurden sie als »Wassergefässsystem« unterschieden. Der Bau der Organe ist dieser Meinung nicht immer günstig, und in den meisten Fällen widerspricht er ihr direct, wenn man unter Wassergefässen Organe verstehen will, durch welche Wasser in den Körper aufgenommen werden sollte. Doch sind hierüber noch lange nicht alle Thatsachen festgestellt. Die Erwägung, dass bei den Infusorien Apparate existiren, durch welche eine Wasseraufnahme in den Körper erfolgt, dann die Berücksichtigung der Thatsache, dass bei den Echinodermen eine Wasseraufnahme besteht, und sogar als eine höchst wichtige Erscheinung für die Oeconomie dieser Thiere sich gestaltet, dürfte auch für die Würdigung der fraglichen Organe der Würmer nicht ohne Gewicht sein. Zudem mag auch hier, wie bei so vielen Organen, die Function eine mannichfache sein. Der Nachweis der einen schliesst nicht immer das Vorhandensein einer andern Verrichtung geradezu aus. Was die Beschaffenheit des Excretes anlangt, so tritt dasselbe — wo es überhaupt nachweisbar — in Form von festen Körnchen oder von Concrementen auf. Dass diese Stoffe den Nierenproducten höherer Organismen zu vergleichen, gründet sich mehr auf Analogieschlüsse, als auf den Nachweis der Uebereinstimmung des Excretes.

In seinen entwickelteren Formen tritt uns der Excretionsapparat als ein System einfacher oder verzweigter Canäle entgegen, welches an der Oberfläche des Körpers nach aussen mündet und bei deutlich gesonderter Leibeshöhle auch mit inneren Mündungen versehen ist, während im gegentheiligen Falle

die Enden der Röhren oder die feinsten Verzweigungen der Canäle geschlossen sind. Je nachdem der Körper ungegliedert oder gegliedert ist, erscheint der Excretionsapparat einfach oder mehrfach vorhanden.

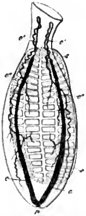
Die *Plattwürmer* besitzen ein excretorisches, durch den Körper sich verzweigendes Canalsystem, welches bald, abgesehen von Caliber-Verschiedenheiten, sich gleichmässig verhält, bald Differenzirungen in einzelne Abschnitte eingeht. Am einfachsten trifft es sich bei den *Turbellarien*. Hier bestehen meist zwei die Länge des Thieres durchziehende Hauptstämme, die in feinster Vertheilung im Parenchym des Körpers sich verbreiten, und entweder getrennt von einander zu beiden Seiten, oder vereinigt in der Medianlinie des Körpers mit einem Porus excretorius ausmünden. Die Bewegung des inneren wasserklaren Inhalts dieser Gefässe wird durch lange von der Canalwand entspringende Cilien bewerkstelligt.

Hieran schliessen sich die *Nemertinen*, bei denen ein getrenntes Ausmünden der beiden Hauptstämme beobachtet wird. Ein Schwanken in der Zahl der Canäle zeigen die *Cestoden*. Bei diesen sind zwei, vier, oder sogar sechs oder acht solcher Längsstämme vorhanden, die vorne im Köpfchen entweder schlingenförmig in einander übergehen, oder auch nur umbiegen, um dann abwärts tretend, sich ferner zu verästeln. Auch noch nach der Gliederung der Scolexform in die Proglottidenkette sind die Längsstämme vorhanden und zeigen in den einzelnen Proglottiden quere Anastomosen. Die Zusammenmündung der Längsstämme erfolgt meist in einer erweiterten Stelle, die am Hinterleibsende gelegen, zu einer contractilen Blase sich umwandeln kann. Darin zeigt sich eine Differenzirung, welche den Turbellarien und Nemertinen abging. Mit dem Eintritte der Gliederung wird dieser Abschnitt des Canalsystems der ältesten Proglottis zugetheilt. Durch Verkürzung vorhandener Queranastomosen ziehen sich in den jüngeren Gliedern die beiden Längsstämme an einander, so dass die Canäle der abgetrennten Glieder der Kette nicht einzeln ausmünden. Der Inhalt der Canäle ist eine wasserhelle Flüssigkeit, seltener finden sich feine Körnchen. In den feineren Verästelungen sind von Stelle zu Stelle Wimperhaare oder Flimmerläppchen vorhanden, durch deren Thätigkeit eine Fortbewegung des Inhaltes bewerkstelligt wird. Auch Contractionen der Canäle kommen vor; doch ist es schwer zu unterscheiden, ob dieselben von den Wandungen der Canäle oder vom umgebenden Körperparenchym ausgehen. Die feinsten Endigungen der Canalverzweigung verlaufen im Körperparenchym und im Integument. Sie können auch unter einander Anastomosen eingehen, die zu einem reichen in der Haut verbreiteten Maschennetze führen und die Selbständigkeit der Hauptstämme auflösen. Dieser Apparat der Cestoden erhält dadurch eine besondere Wichtigkeit, dass die feineren Endäste der Canäle in erweiterten Stellen Kalkconcremente umschliessen, die also als Secretionsproducte anzusehen sind.

Das gleiche Verhalten trifft sich auch für manche *Trematoden*, bei denen die Anordnung des Apparats eine ähnliche ist. Die Zahl der Canäle beschränkt sich in der Regel auf zwei, die fast immer in mehrere sowohl durch

Caliber als durch Structur verschiedene Abschnitte zerfallen. Zahlreiche feine das Körperparenchym durchziehende Canälchen sammeln sich in stärkere Aeste (Fig. 55. *c''*), die dann jederseits in einen meist geschlängelt verlaufenden weitern Canal (*c'*) zusammenmünden. Dieser lässt, nachdem er zuweilen mehrmals im Körper auf- und abgestiegen, einen weiteren Abschnitt (*c*) hervorgehen, der meist mit contractilen Wandungen versehen ist und mit dem der andern Seite am Hinterleibsende entweder direct sich öffnet (Fig. 55. *p*) oder vorher noch in eine contractile Blase übergeht. In jenen Fällen, wo die Ausbildung der letzteren beträchtlich ist, sind die beiden Hauptstämme minder entwickelt, so dass man die Ausbildung der letzteren auf Kosten der Bildung einer contractilen Blase setzen kann. Auch doppelte Ausmündungen kommen vor, von denen eine jede sogar mit einer besonderen contractilen Blase in Verbindung stehen kann. Die Bedeutung der einzelnen Abschnitte ist verschieden. Der aus den Hauptstämmen hervorgehende, Verästelungen bildende Endabschnitt zeigt Wimperorgane nach Art der Cestoden und Turbellarien und führt, wie bei jenen, ein klares Fluidum. Dagegen sind die Hauptstämme offenbar der Sitz der Secretion, und in ihnen findet man häufig beträchtliche Massen stark lichtbrechender Concremente, die durch die Contractionen der Stämme in die Endblase übergeschafft und von dieser durch den Porus excretorius entleert werden.

Fig. 55.



Anastomosen dieses Canalsystems kommen in verschiedener Weise vor. Einmal können sich die Hauptstämme unter einander verbinden, so dass ein ringförmiger Abschluss gebildet wird (z. B. bei Distomum rhachiaeum) und dann können auch durch Verbindungen der feinen Canalverzweigungen netzartige Anordnungen entstehen (Distomum dimorphum). Durch das oben erwähnte Vorkommen einer doppelten contractilen Endblase wird die vollständige Duplicität des Apparats angedeutet. Sie fehlt übrigens auch in ihrer Ausbildung nicht, indem (bei Tristomum papillosum) die beiden Hauptstämme entfernt von einander am Vordertheile des Körpers zur Ausmündung kommen.

Dass das Geschlossensein des excretorischen Apparates mit dem Fehlen einer Leibeshöhle zusammenhängt, geht aus solchen Fällen hervor, wo mit dem Bestehen einer Leibeshöhle innere Mündungen des excretorischen Gefässsystems vorkommen. Das ist bei gewissen Stadien des Entwickelungs-

Fig. 55. Excretionsorgan von *Aspidogaster conchicola*. *p* Porus excretorius. *c, c* Die beiden contractilen Hauptstämme. *c'* Nach vorne verlaufende und umbiegende Canäle. *c''* Deren rückwärts laufender und sich verzweigender Endabschnitt. *s* Bauchscheibe.

kreises der Trematoden der Fall, in welchen dem Thiere eine Leibeshöhle zukommt. Die inneren Mündungen sind dann mit besonderen Wimperorganen ausgestattet.

Solche innere Mündungen charakterisiren endlich auch das excretorische Canalsystem der *Räderthiere*, welches nach derselben Weise wie bei den Trematoden angelegt ist. Das in der Leibeshöhle lagernde, oder von der Körperwand her in sie einragende Canalsystem setzt sich aus zwei grossen Stämmen zusammen (Fig. 56. *c*), die durch seitliche Zweige in der Regel offen in die Leibeshöhle ausmünden. Die beiden Hauptcanäle, die sich vielfach schlängeln, ja sogar Convolute darstellen können, vereinigen sich entweder an der Cloake und öffnen sich durch diese nach aussen, oder sie gehen vorher in eine contractile Blase (Fig. 56. *v*) über, die man, das ganze Canalsystem nur für einen Wassergefässapparat ansehend und ihm damit eine ausschliesslich respiratorische Function zuschreibend, als »Respirationsblase« bezeichnet hat. Sowohl die inneren Mündungen der Canalverzweigungen, als auch das Lumen der beiden Hauptstämme sind von Stelle zu Stelle mit langen, oft geisselförmigen Wimperhaaren besetzt, die eine zitternde Bewegung äussern. Die Wände selbst geben eine exquisit drüsige Beschaffenheit zu erkennen, die entweder über die gesammte Länge eines Canals sich ausdehnt oder auf bestimmte Abschnitte beschränkt erscheint. In diesem letzteren Verhältnisse möchte eine nicht unbeträchtliche Weiterentwickelung des bei den Plattwürmern einfacheren Verhaltens zu erkennen sein, welche zugleich eine nähere Verwandtschaft mit den Ringelwürmern darbietet.

Fig. 56.



Dieses Canalsystem ist nicht der einzige excretorische Apparat der Räderthiere. Eine zweite, in ihrer Bedeutung bestimmter ausgesprochene, allein in der Verbreitung unter den einzelnen Räderthiergattungen noch wenig bekannte Form von Excretionsorganen findet sich während des ersten Jugendzustandes vor. Es sind nämlich um das Ende des Darmcanals gelagerte concrementhaltige Zellen bekannt geworden, die ihren Inhalt in den Darm treten und dort sich ansammeln lassen. Obgleich dieser Vorgang nur auf eine kurze Periode des Entwickelungslebens beschränkt und die ganze Bildung somit nur eine vorübergehende ist, so muss ihr doch hier ein Platz gegeben werden, da wir in ihr merkwürdige Homologien mit anderen bleibenden Organen erkennen. Es sind dies jene Organe, welche bei den höheren

Fig. 56. Organisation eines *Brachionus*. *a* Wimpernde Kopfscheibe. *s* Sipho. *m* Kauorgane. *e* Drüsenkrog am Magen. *o* Ovarium. *u* Uterus, ein Ei bergend. *o'* Eier, an der Basis des Schwanzes befestigt. *c* Excretionscanäle. *v* Contractile Endblase.

Arthropoden zu einer vollständigen Entwicklung gelangen. Dadurch spricht sich eine verwandtschaftliche Beziehung aus, und es nähern sich die Räderthiere einer Stammform, die sowohl Anneliden als Gliederthiere von sich ausgehen liess.

Geringere verwandtschaftliche Beziehungen bieten die Excretionsorgane der *Nematoden* dar. Sie werden aus Schläuchen oder Canälen vorgestellt, welche in die Seitenfelder eingebettet längs des Körpers verlaufen. In der Gegend des Munddarms biegen die beiderseitigen Canäle gegen einander und vereinigen sich in einen kürzeren oder längeren gemeinsamen Abschnitt, der mit einem in der Bauchlinie gelegenen Porus ausmündet. Zuweilen ist der Verlauf dieser Canäle ein geschlängelter, und auch in Beziehung auf die Verbindungsweise vor der Ausmündung finden sich mannichfache Variationen. Bei den Gordiaceen scheint dieser Apparat rudimentär zu sein, denn bei Mermis wird er nur durch eine Reihe von Zellen repräsentirt, und Gordius besitzt mit dem Mangel der Seitenfelder gar kein bestimmt hieher bezügliches Organ.

Das excretorische Canalsystem der *Turbellarien* ist zuerst durch O. Schmidt näher bekannt geworden. Die Gefässe erscheinen wie Lücken im Parenchym, doch sind besondere Wandungen nachgewiesen, die aber nicht contractil sind. Veränderungen des Lumens der Gefässe werden so mehr vom Körperparenchym ausgehen. Bei den Planarien liegt die Mündung der Canäle am hintern Körperende, sie schliessen sich also ebenso den meisten Trematoden an, wie die rhabdocölen Turbellarien den *Nemertinen*, bei welch' beiden eine paarige am Seitenrande des Körpers mehr oder minder weit nach vorne zu gelagerte Oeffnung besteht. Jedenfalls finden sich in diesen Verhältnissen mancherlei Verschiedenheiten, die am grössten bei den Rhabdocölen sind. Bei einigen ist die Einrichtung im Wesentlichen wie bei den Trematoden. Zwei Längsstämme gehen in eine Erweiterung über, welche nahe am Hinterende des Körpers ausmündet. So bei Enterostomum Fingalianum nach Claparède (Études etc.), während bei Mesostomum die Ausmündung der Canäle nach Leuckart in dem Munde gelagert ist. Die Ausmündung ist ebenso wenig contractil als bei den Planarien, wo sie von M. Schultze (Z. Z. IV. S. 187) erkannt wurde. Nach demselben Forscher soll (bei einer zu den unbewaffneten Nemertinen gehörigen Art) die Ausmündung der Hauptstämme in den Wimpergruben stattfinden, während bei anderen (Tetrastemma obscurum) die beiden Oeffnungen in der Mitte des Körpers zu beiden Seiten nachgewiesen werden konnten. (Icones Zootomicae Taf. VIII, Fig. 10.) Schon diese Verschiedenheit des Verhaltens, wie auch der von Van Beneden gemachte Einspruch gegen jene Ausmündungen fordert zu neuen Untersuchungen auf.

Was die *Cestoden* betrifft, so wurde der excretorische Apparat zuerst von Van Beneden erkannt, nachdem man einzelne Theile desselben, so namentlich die Ausmündung (Caudalporus), sehr verschiedenartig aufgefasst hatte. Der Apparat entwickelt sich schon sehr frühe während des blasenförmigen Zustandes in den Wänden der Blase, und besitzt sogar eine an dem einen Blasenpole gelegene besondere Ausmündung (G. Wagener). Von der Blasenwand gehen die Gefässe auf den von ihr sprossenden Kopf des Bandwurmes über, wo sie in demselben Maasse als dieser selbständig wird, sich weiter entwickeln, um mit der Ablösung von der Blase sich ihre eigene Ausmündung am Hinterende des Wurmes zu bilden. Von den Hauptstämmen gehen in der Regel auf dem Verlaufe Seitenäste ab, die nach G. Wagener's Entdeckung (bei Triaenophorus, Dibothrium claviceps und Taenia osculata, Entw. d. Cestoden § 16 u. 33) unmittelbar nach aussen münden. Die Anzahl der Längsstämme ist bei den Cestoden sehr verschieden. Die Mehrzahl scheint 2 oder 4 zu besitzen; 6 weist Ligula auf und 8 Caryo-

phyllaeus. Bei letzterem ist die Endblase in zwei über einander liegende Abschnitte getheilt, von welchen aber nur der terminale contractil ist.

Bei den *Trematoden* ist dieses zuerst von v. SIEBOLD wenigstens in einem Theile als Excretionsorgan erkannte Gefässystem gleichfalls sehr frühzeitig angelegt. Schon bei den wimpernden Embryonen ist es wahrgenommen, und kommt auch den durch einen Generationswechsel mannichfachen Zuständen dieser Thiere zu. Eine Beobachtung G. WAGENER's, der zwei helle durchsichtige Streifen zu beiden Seiten im Körper von Dicyema auffand (A. A. Ph. 1857, S. 363), darf hier erwähnt werden, da es nicht unwahrscheinlich ist, dass jene in den »Venenanhängen« der Cephalopoden schmarotzenden Thiere dem Entwickelungskreise von Plattwürmern (Cestoden oder Trematoden) angehören. — Wie bei den Cestoden sind bei den meisten Trematoden drei auch functionell verschiedene Abschnitte nachzuweisen. (Vergl. AUBERT Z. Z. VI. S. 349.) Sehr einfach, und von anderen abweichend verhält sich der Apparat bei der kleinen mit einem schwanzförmigen Anhange versehenen Distomen-Gruppe. Es besteht hier ein am Ende des Schwanzes ausmündender Hauptstamm, der im Körper in zwei Aeste sich gabelt, die vorne schlingenförmig ineinander übergehen. (G. WAGENER, Arch. Nat. 1860. S. 165.) Die Anfänge des Gefässapparates im Körperparenchym erscheinen als feine Canälchen. Netzförmige Verbindungen derselben untereinander hat G. WAGENER (A. A. Ph. 1852) bei Distomum dimorphum gesehen. Sie scheinen auch sonst nicht selten zu sein. Das von dem genannten Autor bei Amphiptyches urna beschriebene, reich entwickelte, aber allseitig geschlossene Canalnetz darf wohl gleichfalls hieher gerechnet werden. Sowohl bei Trematoden als Cestoden besitzt der die feinen Verzweigungen vorstellende Abschnitt vereinzelte undulirende Cilien, ganz in Uebereinstimmung mit dem Verhalten bei Strudelwürmern. Die in die Leibeshöhle ragenden Mündungen des Canalsystems sind von THIRY (Z. Z. X. S. 271) bei den Entwickelungsstadien (Redien und Sporocystenform) von Distomum cygnoides gesehen worden. In den Larven (Cercarien) der Distomen erstreckt sich dieses Gefässystem auch in den schwanzförmigen Anhang, wie aus Andeutungen von LAVALETTE hervorgeht. Auch THIRY hat für die vorhin genannten Trematoden im Schwanze der Cercarienform (C. macrocerca) einen mit der Endblase des Gefässapparats zusammenhängenden Canal nachgewiesen, so dass also nicht blos bei Cestoden ein provisorischer Körpertheil mit dem ausgebildeten Thieren zukommenden Canalsystem verbunden ist. Bei einigen Cercarien wird sogar die Ausmündung des Canalsystems auf den Schwanz verlegt. Der aus den zwei verbundenen Längscanälen hervorgehende unpaare Abschnitt theilt sich nach G. WAGENER's Wahrnehmungen (Beiträge) im Schwanze in zwei Aeste, welche dann auf verschieden lange Strecken verlaufend, gesondert ausmünden.

Die in den feinen Anfängen des Canalsystems bei manchen Trematoden und bei Cestoden vorkommenden festen Concremente besitzen eine meist rundliche Form und weisen häufig concentrische Schichtung auf. Sie bestehen vorzugsweise aus Kalksalzen. Oft lagern sie, vorzüglich bei Cestoden, so dicht, und sind so im Körper verbreitet, dass sie dem Thiere ein weissliches Aussehen verleihen. Dass sie bei den letzteren auch zwischen den Muskellagen des Leibes vorkommen, deutet auf eine ausserordentlich reiche Verzweigung des bezüglichen Abschnittes des Canalsystems. Ob nun diese Concremente durch die übrigen Abschnitte des excretorischen Apparates nach aussen gelangen, oder ob sie in den Ampullen der Endcanälchen liegen bleiben, mit ihrer Bildung aus dem Stoffwechsel des Organismus eliminirt, ist noch zweifelhaft. Mehrere Umstände sprechen für die letztere Ansicht. Einmal besteht ein Missverhältniss zwischen der Weite der Endcanälchen und dem Volum der Körperchen, wodurch unwahrscheinlich wird, dass letzere das übrige Canalsystem passiren; dann wird der weitere Abschnitt des Canalsystems gerade bei denjenigen Cestoden oder Trematoden, die durch solche Körperchen ausgezeichnet sind, gewöhnlich ohne Concremente getroffen.

Nach Claparède's Untersuchungen (Z. Z. IX. S. 99), denen wir für Trematoden den ersten genanen Nachweis jenes Verhaltens verdanken, ist gerade in den Seitenstämmchen des Canalsystems eine viel feinere Körnchenmasse vorhanden (so bei Tetracotyle), als jene in den feinen Verzweigungen vorstellt. So kann also ein bestimmtes Urtheil noch nicht abgegeben werden.

Was die Hauptstämme betrifft, so hängt die Ausdehnung derselben bei den Trematoden von dem Verhalten der Endblase ab. Ist die letztere getheilt, so lagern ihre beiden Hälften in der Richtung, welche sonst die Hauptstämme einnehmen. Auch kann die Erweiterung auf die Verästelungen übergehen. Es ist also dieses Verhältniss dahin zu deuten, dass bald ein grösserer, bald ein kleinerer Abschnitt der Seitenstämme in den letzten Abschnitt, die Endblase, mit übergegangen ist. Die letztere erscheint dann entweder einfach, wenn die Seitenstämme auf längerer Strecke ihre Unabhängigkeit behielten, oder sie ist doppelt, indem sie die Seitenstämme in sie aufgehen liessen, oder endlich sie fehlt vollständig, und dann besitzen die Seitenstämme die Eigenschaften der Endblase. Indem sie entweder erst an der Mündung oder entfernter davon vereinigt sind, bilden sich Uebergänge zwischen den einzelnen vorhin erwähnten Zuständen. Die Seitenstämme finden sich in der Regel nur zu zweien. Eine Ausnahme scheint Gyrodactylus zu machen, indem hier deren vier bestehen, die paarig mit einander verlaufen. Da jedoch nur zwei, und zwar die beiden stärkeren, sich zu einer gemeinschaftlichen Ausmündung vor der Haftscheibe des Hinterleibendes (ohne eine Erweiterung zu bilden) vereinigen, so ist möglich, dass das zweite dünnere Paar noch mit dem ersten im Zusammenhang gefunden wird.

In dem erweiterten Theile des Canalsystems der Trematoden sind feinere oder grobere Körnchen, letztere meist mit jenen bei andern Trematoden in den Endampullen vorkommenden übereinstimmend aufzufinden, und es ist zugleich wahrzunehmen, wie sie durch die Contractionen desselben Abschnittes nach aussen entleert werden. In einzelnen Fällen besitzen die Längsstämme einen drüsigen Bau. Wenn nicht, wie im letzteren Verhalten, die Bildung der Concretionen in den Wandungen der Längsstämme vor sich geht, so werden sie wohl in den Stämmen selbst oder in den Verzweigungen, wahrscheinlich aus Niederschlägen der die Canäle füllenden Flüssigkeit gebildet. Die Bedeutung des Apparates als excretorischer dürfte aus diesem Verhalten sich sicher herausstellen, und durch das von Lieberkühn (A. A. Ph. 1852. S. 561) wahrscheinlich gemachte Vorkommen von einem den Excretionsstoffen anderer Organismen verwandten Körper (Guanin), wird auch die Qualität der Excretion näher bestimmt.

Wie sich die excretorische Einrichtung in den Seitencanälen der *Nematoden* verhält, ist noch unbekannt. Die drüsige Beschaffenheit der Wände, kann aus dem Vorkommen reichlicher Körnchenmassen erschlossen werden. Ueber den Austritt eines Excretes liegen keine bestimmten Beobachtungen vor. Bei anderen Nematoden werden diese Seitengefässe gänzlich vermisst. Andere (Strongylus auricularis, nach G. Wagener A. A. Ph. 1857. S. 363) zeigen eine Art von Verästelung, indem seitliche Zweige von den Längsstämmen abzutreten scheinen. Ob das von v. Siebold (Vergl. Anat. S. 135) bei Filarien beschriebene, später wieder von Schneider untersuchte bandartige Organ den Seitencanälen anzureihen ist, bleibt noch fraglich. Ueber diese Organe der Nematoden ist ausser den im Allgemeinen erwähnten Schriften Schneider's Arbeit (A. A. Ph. 1858. S. 426) nachzusehen.

Durch die stets deutliche Leibeshöhle wird das Verhalten der Excretionsorgane der *Räderthiere* zum übrigen Organismus, ein bestimmteres als bei den Plattwürmern. Die von den Hauptstämmen ausgehenden Aeste münden frei in die Leibeshöhle aus, und sind, wie Leydig zuerst erkannte, daselbst meist erweitert und mit nach innen schlagenden Cilien besetzt. Diese Seitenäste besitzen auf ihrem Verlaufe vereinzelte längere Cilien (Zitterorgane), während solche den Hauptstämmen abgehen. Dagegen zeigt sich die

Wandung der letzteren meist derart verändert, dass dieser Abschnitt als secretorischer sich darstellt. Zellen mit feinkörnigem Inhalte oder grösseren Körnchen sind hier nachgewiesen worden. Auch sammeln sich nicht selten grössere Mengen von Körnchen im Lumen der Hauptstämme an. Die contractile Endblase, welche mit dem Darmcanale in eine gemeinsame Cloake mündet, soll bei Conochilus nach Cohn in zwei hintereinander liegende Abschnitte getrennt sein.

Für die Function dieser Organe dürfte aus der Verschiedenartigkeit der einzelnen Abschnitte so viel zu erschliessen sein, dass sie keine ganz gleichartige ist. Wenn feststeht, dass es excretorische Apparate sind, so ist bei dem Vorkommen innerer Mündungen auch das zweifellos, dass durch letztere entweder eine Einleitung von Wasser in die Leibeshöhle, oder eine Ausfuhr der dort befindlichen Flüssigkeit bewerkstelligt wird. Da eine andere unmittelbare Communication der Leibeshöhle nach aussen besteht, so werden die Canäle eher mit einer Ausleitung betraut sein, wofür auch die Richtung der in ihnen schlagenden Wimpern spricht. Auf alle Fälle haben wir es nicht mit einem einfachen Excretionsorgane zu thun, und die Bezeichnung als »Wassergefässsystem« ist cum grano salis nicht unpassend. Bleibt doch sogar nicht ausgeschlossen, dass trotz der entgegenstehenden Wimperrichtung Wasser durch die Blase eingetrieben wird. Eine solche Einfuhr von Wasser scheint auch bei den Turbellarien vorzukommen, wenigstens kann die bei Zusammenziehungen der Thiere auftretende Volumsverminderung, sowie die oft rasch wieder stattfindende Ausgleichung nur durch eine Aus- und Einfuhr von Wasser zu Stande kommen.

Bei den Cestoden ist sogar unmittelbar zu beobachten, wie die Endblase von hinten nach vorne zu fortschreitende peristaltische Contractionen aufweist, so dass der Inhalt der Blase in die in selbe mündenden Längsstämme eingetrieben wird. M. Schultze (Z. Z. IV. S. 189) hält auf diese Thatsache hin diesen Apparat bei den Cestoden auch bei der Ernährung betheiligt, indem jene Flüssigkeit, wie sich aus dem Aufenthaltsorte der Thiere ergibt, nicht reines Wasser ist, sondern Nahrungsstoffe aufgelöst enthält. Feste Bestandtheile des Darminhalts scheinen übrigens nicht mit übergenommen zu werden.

Was die andere Form der Excretionsorgane der *Räderthiere* betrifft, so sind diese Organe schon von Ehrenberg gesehen worden, der sie jedoch allgemeiner als drüsige Körper bezeichnet, ohne über ihre Bedeutung sich näher zu äussern. Er sah sie bei Lacinularia, Stephanoceros, Floscularia, Notommata u. s. w. Den physiologischen Werth dieser Larvenorgane hat Leydig in das richtige Licht gesetzt, indem er sie als Excretionsorgane, die in ihren Zellen enthaltenen festen Bildungen als Harnconcremente auffasst. Er knüpft daran die Vorstellung, »dass die Ansammlung des Harnes im Endstück des Darmes in ähnlicher Weise erfolgt, wie bei *Insecten* mit vollständiger Metamorphose in der Zeit des Puppenschlafs der Harn im Dickdarm sich anhäuft und nach dem Hervorschlüpfen des ausgebildeten Insects in reichlicher Menge nach aussen entleert wird.« Da die Harnanhäufungen der *Rotiferen* »nur im Embryo und ersten Jugendzustande sich finden, so muss die Erscheinung für die Existenz einer Primordialniere ausgelegt werden.« Den Männchen »von Enteroplea, Notommata granularia und Diglena granularis« gehen nach Leydig diese Excretionsorgane ab, was wohl mit der rudimentären Bildung des Ernährungsapparates in Zusammenhang gebracht werden muss. Vergl. Leydig Z. Z. VI. S. 92.

Ob die bei den *Tunicaten* als Excretionsorgane beschriebenen Gebilde jene Homologie, die wir sonst bei den Würmern finden, besitzen, ist mehr als zweifelhaft. Die fraglichen Organe sind nämlich durch concrementhaltige Zellen ausgezeichnet. Sie bilden ein den Darm umgebendes Organ, dessen nähere Verhältnisse noch unerkannt sind. Wenn diese Zellen in ihrer Lagerung dem bei den Salpen und bei Doliolum bekannten Canalnetze entsprechen, so wird dadurch wahrscheinlich gemacht, dass auch dieses

Netzwerk wenigstens morphologisch den excretorischen Apparaten beizuzählen sein möchte. Ein endgültiges Urtheil kann jedoch keinesfalls schon jetzt abgegeben werden, und es bleibt das Organ als excretorisches um so mehr zweifelhaft, als eine Einmündung in den Munddarm nachgewiesen wurde.

Bezüglich des Excretionsorgans der Ascidien vergl. Krohn A. A. Ph. 1852. S. 324. Ueber eine Ausmündung dieses Organes, sowie über die Beziehungen der Bläschen zu dem von Krohn wahrgenommenen feinmaschigen Netzwerke ist nichts Näheres bekannt. — Es darf dieses Organ, welches »bei allen *Phallusien* den ganzen Nahrungscanal vom Munde bis zum After umgibt und als compacte, wie mit kreideweissen Puncten dicht übersäete Masse von honiggelber Färbung sich darstellt,« nicht mit einem anderen Apparate verwechselt werden, der gleichfalls am Darme liegt und den wir oben als Leber betrachteten.

§ 89.

Bei den *Gephyreen* müssen zwei verschiedene Organe als excretorische unterschieden werden. Obwohl beide zugleich in der Regel vorhanden sind, so vertheilen sie sich doch functionell derart, dass immer nur das eine mit excretorischen Functionen betraut ist, indess das andere zu anderen Organen in Beziehung tritt.

Die eine Form der hieher zu zählenden Organe schliesst die Gephyreen an niedere Zustände an, indem ihr Verhalten mit der nicht ausgebildeten oder nur äusserlich entwickelten Metamerenbildung zusammenhängt. Diese Organe werden durch Schläuche gebildet, welche in das Ende des Darmes münden (Fig. 46. *g*), und wenigstens da, wo sie am genauesten gekannt sind (Bonellia), mit zahlreichen Wimpertrichtern ausgestattet sind. Diese den inneren Mündungen des Excretionsapparates der Rotatorien und Anneliden gleich zu setzenden Gebilde (Fig. 57. *a*) sind büschelförmig vereinigt und besetzen als solche jeden der beiden Schläuche. In anderen Fällen scheinen nur die letzteren ohne die verzweigten Anhänge vorzukommen (Echiurus) und wieder bei anderen ist eine völlige Rückbildung eingetreten. Man kann diese Organe mit den bei Echinodermen vorhandenen in Verbindung bringen, wo dann die geschlossenen Schläuche denen der Holothurien, die mit inneren Mündungen versehenen jenen der Synapten entsprächen. Jedenfalls haben wir in dieser bei den Gephyreen vorhandenen Form der Excretionsorgane eine Einrichtung zu erkennen,

Fig. 57.

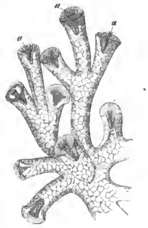


Fig. 57. Stück eines Zweiges vom Excretionsorgane von Bonellia viridis. (Vergl. Fig. 46.) *a* Wimpernde Mündungen. (Nach Lacaze-Duthiers.)

welche einem grössern Kreise gemeinsam ist, und von Einer Stammform aus auf die Echinodermen eben so wie auf die Gephyreen sich fortsetzt. Dass auch bei den Organen der Gephyreen die Function eine verschiedene sein wird, darf aus dem Baue abgeleitet werden. Eine excretorische Verrichtung scheint nur bei Bonellia sicherer, indem hier die Wandungen der Verästelungen eine drüsige Beschaffenheit besitzen.

Die andere Form besteht aus paarigen, an der Bauchfläche ausmündenden Schläuchen, welche mit den segmentalen Excretionsorganen — den Schleifencanälen der Anneliden — verglichen werden müssen, von denen sie einen einfachereren Formzustand vorstellen. Sie finden sich entweder nur zu einem Paare (z. B. Sipunculus) oder doch nur zu wenigen Paaren (Thalassema, Sternaspis, Echiurus) vor, welche geringe Zahl mit der bei den Gephyreen im Vergleiche zu den Anneliden sehr wenig entfalteten Metamerenbildung im Einklang steht. Innere Mündungen in die Leibeshöhle sind mit Gewissheit nur bei einigen bekannt; sie liegen dann nahe an der Insertion der Schläuche in die Leibeswand, und stehen bei mehreren im Dienste der Geschlechtsfunction, indem sie die Ausführwege der Geschlechtsproducte darstellen. Der grösste Theil des Schlauches, nämlich das hinter der inneren Oeffnung befindliche blinde Endstück scheint bei den Sipunculiden die excretorische Function zu behalten, und ist in der Regel durch bräunliche Färbung ausgezeichnet. Bei anderen fungirt der ganze Schlauch für den Geschlechtsapparat, indem nach vielen übereinstimmenden Angaben Geschlechtsproducte sich in ihm vorfinden. Während bei den meisten ein gleichartiges Verhalten dieser Organe besteht, indem sie übereinstimmend der einen oder der anderen Richtung dienen, findet sich in vereinzelten Fällen (bei Sternaspis) eine Arbeitstheilung ausgebildet, indem ein Schlauchpaar (das hintere) zur geschlechtlichen, das andere (vordere) zur excretorischen Function in Beziehung steht. Dadurch ergibt sich ein bestimmterer Anhaltepunct für die morphologische Beurtheilung dieser Organe, indem die sonst nur bei verschiedenen Gattungen auftretende Mannichfaltigkeit der Function hier schon im Individuum zur Erscheinung kommt.

Durch den Besitz der aufgeführten beiden Arten von Excretionsorganen nehmen die *Gephyreen* eine beachtenswerthe Stellung unter den Würmern ein. Wir sind zwar noch nicht im Stande, diese vollkommen fest zu bestimmen, aber soviel erscheint doch klar, dass das Vorhandensein der einen Art jener Organe ebenso auf die niederen Würmer verweist, wie das Vorkommen der anderen auf die höheren hindeutet.

Inwiefern beiderlei Organe verbreitet sind, bedarf noch genauerer Ermittelung. Den Sipunculiden, wie den Sternaspiden und Thalassemen, fehlen die in den Enddarm mündenden Schläuche. Da man aber bei den ersteren kurze Blindschläuche kennt, welche dicht am Darmende getroffen werden, so ist die Frage berechtigt, ob nicht in diesen Gebilden, die bei Bonellia und Echiurus entwickelten Organe in rudimentärer Form vorliegen. Uebrigens bedürfen auch die anderen vorne ausmündenden Organe noch sehr der genaueren Untersuchung; ausser einer kurzen Notiz Semper's (Z. Z. IX.), in welcher neben der Bestätigung eines inneren Ostiums die excretorische Natur der Organe behauptet wird, liegen meist nur solche Beobachtungen vor, aus denen ihre Bedeutung für die Geschlechtsfunction hervorgeht. (Vergl. darüber unten bei den Geschlechtsorganen, wo auch noch einige andere morphologische Verhältnisse dieser Apparate Berücksichtigung

finden. Nur bei Sternaspis ist die excretorische Function des vorderen verwachsenen Schlauchpaares etwas klarer zu übersehen. Während das hintere mit Eiern gefüllt erkannt wurde, zeigte das vordere einen granulären Inhalt. Dieser besteht aus Zellen, die einen gelben Körper einschliessen (M. Müller, de vermibus quibusdam. S. 6). Sollten dies nicht Concremente sein, wie sie z. B. in den Nieren von Gasteropoden sich vorfinden?

Wenn wir in beiderlei Arten von Excretionsorganen im Wesentlichen übereinstimmende Einrichtungen, und nur in den Beziehungen zum Körper, in Lagerung und Verbindung, bedeutendere Verschiedenheiten antreffen, so entsteht die Frage, ob diese Organe homodynam seien. Bei erster Betrachtung ist eine Verneinung am wahrscheinlichsten. Und doch führen manche Erwägungen zum entgegengesetzten Ergebnisse. Die am aboralen Leibesende mündende Form des Organs muss als ursprüngliche betrachtet werden (s. Plattwürmer etc.), die andere paarig mündende, segmentale, als die erst mit der Metamerenbildung erworbene. Stellt man sich nämlich vor, dass mit der allmählichen Anbahnung einer Metamerenbildung in den neugebildeten Theilen eine Wiederholung der Organe auftritt, so werden die Organe, entsprechend der Correlation zu den neugebildeten Stücken, die zwischen dem Vorder- und Hinterstück des ursprünglichen Körpers auftraten, in diesen Metameren nicht genau so sich verhalten können, wie in den nunmehrigen terminalen Metameren. In letzteren nämlich, die aus dem primitiven ungegliederten Organismus stammen, können sich Theile in ihrer primitiven Beziehung erhalten, deren neugebildete Homodyname eben durch die Neubildung und Anpassung an intermediäre Metameren modificirt sind. Was speciell unsere Organe betrifft, so ist es klar, dass bei einer durch die Metamerenbildung bedingten Wiederholung, das Schlauchpaar an dem neuen intermediären Segmente nicht mehr mit dem Darme zu einer Cloake sich verbinden kann, sondern dass es eine selbständige Ausmündung gewinnen muss, und damit erhalten wir die segmentale Form des Excretionsapparates.

Mit wenig Verlässigkeit können Excretionsorgane der *Acanthocephalen* in die morphologische Organreihe gestellt werden, die wir durch die Abtheilungen der Würmer hindurch führen. Sie liegen, als Lemnisci bezeichnet, in Gestalt von zwei länglichen Lamellen im vordern Körperabschnitte der Echinorhynchen, zwischen der gefässtragenden Schichte des Integuments und der Muskelhaut. Oeffnungen nach aussen fehlen, sowie sie auch ausser den in ihnen sich verzweigenden Gefässen (siehe oben S. 242) keinen Binnenraum umschliessen. Zwischen den Gefässen lagern dunkle Körnermassen, welche zur Annahme eines excretorischen Apparates berechtigen.

§ 90.

Unter den *Ringelwürmern* treten hinsichtlich des Baues der excretorischen Organe wenig neue Einrichtungen auf. Es bestehen vielmehr die bei Rotatorien oder auch bei Plattwürmern vorhandenen Organe, in Wiederholung für jedes Körpersegment und nach beiden Seiten regelmässig vertheilt, somit in der Form, die wir bereits bei den Gephyreen vorfanden und als »segmentale« bezeichneten. Die Organe bestehen aus einem zusammengeknäuelten oder schleifenartig aufgereihten Canale (Schleifencanal), welcher fast immer eine innere, oft eigenthümlich gestaltete und stets bewimperte Mündung besitzt, und am andern Ende auf der Oberfläche des Körpers sich öffnet. Dieser Canal lässt häufig mehrfache Abschnitte unterscheiden, welche theils durch Caliber, theils durch Beschaffenheit der Wandung oder durch accessorische Anhangsgebilde sich auszeichnen. Im Allgemeinen entsprechen

diese drei Abschnitte den bei Plattwürmern und Räderthieren hervorgehobenen. Der innerste, die Mündung in die Leibeshöhle tragende Abschnitt ist in der Regel der mächtigste und durch ein trichterförmiges, auch rosettenartig gestaltetes Mundstück ausgezeichnet (s. Fig. 58). Am darauffolgenden Abschnitte ist ein drüsiger Bau der Wandung zu erkennen. Der letztere, zuweilen erweiterte Abschnitt besitzt häufig einen Muskelbeleg; seine Ausmündung findet sich fast immer an der Seite der Ventralfläche. Die Ausdehnung dieser einzelnen Abschnitte erleidet grosse Verschiedenheiten, und nicht selten ist ihre Unterscheidung unmöglich, da der Canal in seiner ganzen Länge sich ziemlich gleichartig verhält. (Die Verrichtung dieser Organe ist ebenso wenig wie bei den übrigen Würmern eine rein excretorische, wir finden sie nicht selten sogar mit Functionen betraut, zu denen sie bei den anderen Würmern gar keine Beziehung besassen.

Fig. 58.



Diese Organe besitzen bei *Hirudineen* ihre Vorläufer im Embryonalstadium, wo, unabhängig vom Primitivstreifen, aus welchem die späteren Schleifencanäle sich bilden, drei Paare von Schleifencanälen an der hinteren Hälfte der Bauchfläche vorhanden sind (Leuckart). Sie besitzen einen ähnlichen aber einfacheren Bau wie die bleibenden, und gehen nach der Entwickelung der letzteren zu Grunde. Diese höchst wichtige Thatsache weist darauf hin, dass die Schleifencanäle der Ringelwürmer nicht ohne weiteres als die Homologa der Excretionsorgane der niederen Würmer angesehen werden dürfen, und zugleich erhebt sich eine Schwierigkeit für die Vergleichung dieser Organe innerhalb der Annulata. Es entsteht nämlich die Frage, ob die Schleifencanäle jener Ringelwürmer, welche keine derartigen primordialen Bildungen aufweisen, den definitiven Schleifencanälen der Hirudineen, oder nur den primordialen vergleichbar seien. Wie bei den Wirbelthieren, wo die gleiche Frage für ein analoges Organ sich erhob, wird auch bei den Würmern nur die Entwickelungsgeschichte eine Lösung zu bringen im Stande sein.

Im specielleren Verhalten ergibt sich schon bei den *Hirudineen* eine beträchtliche Mannichfaltigkeit, indem die Schleifencanäle bei einer Abtheilung der innern Mündung entbehren. Statt derselben beginnen sie mit einem geschlossenen Abschnitt, der in Form einer Schleife gestaltet, aus zahlreichen labyrinthartig unter einander verbundenen Canälen besteht (Hirudo). Aus diesen Schleifenorganen löst sich ein isolirter Canal ab, der mit einer blasenförmigen Erweiterung an der Oberfläche des Körpers ausmündet (s. oben Fig. 30. *B*). Bei anderen (Clepsine, Nephelis) ist der labyrinthförmige Abschnitt gleichfalls vorhanden, aber es besteht dabei eine innere Mündung, die

Fig. 58. Innere Mündung eines Schleifencanals von *Branchiobdella*.

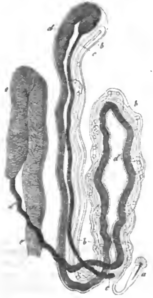
in die seitlichen Blutsinusse des Körpers einragt. Dieser Abschnitt ist bei anderen (Branchiobdella) sehr reducirt und der grössere Theil jedes Organes wird von einem eine Doppelschleife darstellenden Canale gebildet. Indem die innere Mündung in die vom Blutgefässystem abgeschlossene Leibeshöhle ragt, werden Verhältnisse wie bei den Scoleinen dargeboten.

Bei diesen ist eine Abtheilung — die der Limicolen — dadurch besonders bemerkenswerth, dass zweierlei Zustände der Schleifencanäle unterschieden werden können. In dem einen werden sie von einem vielfach geschlängelten, meistentheils in einer gemeinschaftlichen Zellmasse verlaufenden Canale dargestellt, der ziemlich gleichartige Caliberverhältnisse bietet. Mit dem die innere Mündung tragenden Ende durchbrechen die Canäle immer das je vor ihnen liegende Septum der Leibeshöhle; je ein Schleifencanalpaar hat daher Beziehungen zu zwei Leibessegmenten. In einem liegt der nach aussen führende Abschnitt, im anderen die innere Mündung. Während diese Form über den grössten Theil der Segmente sich in gleichem Verhalten verbreitet findet, fehlt sie an bestimmten Segmenten, und zwar an jenen, welche der Geschlechtsapparat einnimmt. Man findet da an der Stelle der einfachen Schleifencanäle complicirtere und in viel grösserem Maasstabe entfaltete Gebilde, welche in ihrem Baue das Verhalten der ersteren wiederholen, aber als Ausführorgane des Sperma thätig sind. Es kann kein Zweifel sein, dass diesen Gebilden gleichfalls Schleifencanäle zu Grunde liegen, die in anderer Function stehend sich entsprechend modificirten. Ausser diesen Samenleitern werden übrigens auch noch andere Theile der Fortpflanzungsorgane von den Schleifencanälen gebildet, wie uns Claparède's Untersuchungen kennen lehrten.

Bei den in der Erde wohnenden Scoleinen (Lumbricinen) bestehen jene Umwandlungen nicht mehr, denn auch in den Genitalsegmenten sind dieselben Schleifencanäle wie in den übrigen. Dagegen hat sich der Apparat durch deutliche Ausprägung der einzelnen Abschnitte, wie durch die Anordnung seiner Schlingen complicirter gestaltet. Jeder Canal stellt mehrere neben einander auf- und absteigende Schleifen dar, welche innig unter einander verbunden sind und von einem dichten Gefässnetze gemeinsam umsponnen werden. Es lassen sich verschiedene Abschnitte erkennen, die auch eine ebenso verschiedene Bedeutung tragen. Wenn wir von innen nach aussen gehen, so finden wir den der trichterförmig erweiterten, mit langen Wimperhaaren besetzten Mündung (Fig. 59. *a*) folgenden Abschnitt (*b. b. b*) mit dünnen Wandungen versehen und an einzelnen Strecken mit Cilien ausgekleidet. Durch die Bewegung der letzteren wird eine nach aussen gerichtete Strömung verursacht. Nach mehrfacher Schleifenbildung geht dieser Theil durch eine Veränderung seiner Wandungen in einen andern Abschnitt (*c*) über. Das Lumen desselben ist weiter geworden (*d*) und ringsum lagern in den Zellen der Wände feinkörnige Concremente, die an manchen Stellen dem betreffenden Theile ein weissliches Aussehen verleihen. Auch dieser Theil verläuft schlingenförmig (*d'*) und geht plötzlich (*d''*) in einen weiteren, mit musculösen Wandungen versehenen über (*e*), welcher nach einfacher Umbiegung an die Körperwand tritt (*e'*) und hier seine Ausmündung findet.

Die einfacheren Formen der Schleifencanäle walten bei den *Chätopoden* vor. Die einzelnen Canäle bilden bald knäuelförmige Körper, bald bieten sie weniger Windungen dar. Die bei vielen nachgewiesene trichterförmige Binnenmündung verhält sich bei einigen (z. B. den Alciopen) ganz ähnlich wie bei den schlammbewohnenden Scoleinen zu den Septis der Leibeshöhle. Auch die Beziehung zum Geschlechtsapparate ist bei vielen in ähnlicher Weise erkennbar. Auf kurze mit einer Wimperrosette im Innern der Leibeshöhle beginnende Canäle reducirt erscheinen diese Organe bei Tomopteris. Gleichfalls einfach, aber je ein Septum durchbohrend, treten sie bei Polygordius auf.

Fig. 59.



Ausser der Beziehung, welche die Schleifencanäle der Ringelwürmer bald nur an bestimmten Localitäten, bald in grösserer Ausdehnung zum Geschlechtsapparate besitzen, und die mehr secundärer Natur sind, wird ihre Beziehung zur Excretion, sowie zur Ein- oder Ausfuhr von Wasser in Betracht kommen müssen. Zur Excretion stehen die Organe in einem nahen Verhältnisse durch den drüsigen Beleg ihrer Canalwandungen oder auch durch direct in sie einmündende Drüsen. Dadurch kommen sie den Hauptstämmen der Excretionsorgane bei den Trematoden gleich. Die Beziehung der perienterischen Flüssigkeit zum umgebenden Medium, entweder durch Ausleitung der ersteren oder Einlass des letzteren, wird hergestellt durch die (wie es scheint nur in einzelnen Fällen fehlende) innere Mündung der Schleifencanäle. Da die Richtung der Wimperbewegung in den Canälen oder an den inneren Mündungen, in beinahe allen Fällen nach aussen geht, kann man annehmen, dass flüssige Stoffe nur nach dieser Richtung bewegt werden. Um dies festzustellen, wird es aber noch genauerer Untersuchungen bedürfen, denn es ist ebenso möglich, dass auch Flüssigkeit ins Innere aufgenommen wird, wobei den Cilien die Function zukommt, den Eintritt fester Theilchen abzuhalten. Auf eine solche Einfuhr von Wasser weisen speciell jene Fälle, wo die äussere Oeffnung der genannten Organe mit Cilien umgeben ist (z. B. bei Capitella).

Fig. 59. Ein Schleifencanal von *Lumbricus* mässig vergrössert. *a* Innere Mündung. *b, b, b* Heller, in zwei Doppelschleifen aufgereihter Canalabschnitt. *c, c* Engerer Abschnitt mit Drüsenwänden. *d* Erweiterter Theil, der in *d'* wieder enger wird und bei *d''* in den musculösen Endabschnitt *e* sich fortsetzt. *e'* Aeussere Mündung.

Die inneren Mündungen der Excretionsorgane (oder Segmentalorgane nach WILLIAMS) der *Hirudineen*, welche v. SIEBOLD zuerst erkannt hatte, wurden von LEYDIG in Zusammenhang mit den Schleifencanälen nachgewiesen (Z. Z. III. § 322), und zugleich die allgemeine Homologie mit den Schleifencanälen der Scoleinen aufgestellt. Der labyrinthförmige Abschnitt wird aus einem Aggregate sehr grosser Zellen gebildet, zwischen denen das wasserhelle Canalnetz sich ausbreitet. Die Wandung des letzteren wird unmittelbar von jenen Zellen gebildet, in der Art, dass eine einzige sich an der Bildung von 2, 3, oder noch mehr benachbarten Canalräumen betheiligt zeigt. In den Zellen findet man eine feinkörnige Substanz, sehr reichlich bei Branchiobdella. Der schleifenförmig aufgereihte Abschnitt zeigt bei letzterer Gattung eine Wimperauskleidung, welche den labyrinthförmig verbundenen Canälen — auch bei anderen Egeln — abzugehen scheint. Bei den Rüsselegeln ragen die inneren Mündungen dieser Organe ins Blutgefässystem, ein Umstand, der wenig geeignet scheint, jenen Canälen, resp. deren inneren Ostien, eine ausschliessliche Ausfuhr von Flüssigkeit zu vindiciren.

Bezüglich der Zahl dieser Organe, treffen sich 17 Paare für Hirudo u. a., die geringste Zahl, zwei Paare, bei Branchiobdella. — Was die von LEUCKART (Parasiten) entdeckten primordialen Schleifencanäle von Hirudo betrifft, so ist zu bemerken, dass sie gleichfalls mit einer äussern Oeffnung versehen sind, und ebenso wie die bleibenden des innern Ostiums entbehren. Mit den bleibenden stimmen sie auch durch Bildung von anastomosirenden Zweigen überein. Dass sie auch andern Hirudineen nicht fehlen, möchte LEUCKART aus dem Vorkommen von drei oder sechs grossen Zellen schliessen, die am Ende des Bauchstreifens an derselben Stelle vorhanden sind (Nephelis, Clepsine), wo bei Hirudo-Embryonen die primordialen Organe liegen.

Wie bei den Hirudineen, sind auch die Schleifenorgane der *Scoleinen* anfänglich als Schleimdrüsen, dann auch als Respirationsorgane gedeutet worden. Bei den schlammbewohnenden Scoleinen (Tubifex, Nais, Aeolosoma u. a.) hat gleichfalls LEYDIG (l. s.) die erste anatomische Kenntniss geliefert. Den Bau der sehr complicirten Schleifencanäle bei Lumbricus habe ich erörtert (Z. Z. IV. S. 221). Durch WILLIAMS (Report on the british Annelides, in Transact. of the british Assoc. 1852, ferner in: Transact. Royal Soc. 1858, Part I. S. 93) ist die Kenntniss durch viele Angaben gefördert worden, wenn auch die Deutungsweise keiner allgemeinen Zustimmung sich erfreuen konnte. Mit besonderer Bezugnahme auf die Umwandlungen, welche die Schleifencanäle der limicolen Scoleinen durch ihre Betheiligung an dem Geschlechtsorgane erleiden, förderten CLAPARÈDE's Untersuchungen über die Oligochäten das Verständniss jener Organe.

Es wurde dadurch wahrscheinlich gemacht, dass nicht blos die Ausführwege für den Samen, sondern auch die Receptacula seminis aus Schleifencanälen hervorgehen. Während für erstere ein vollständiges Paar von Schleifencanälen verwendet wird, so werden die Receptacula seminis nur aus dem nach aussen mündenden Endabschnitte eines anderen Paars (meist des vorhergehenden) gebildet, indess das innere Canalstück gar nicht oder doch nicht im Zusammenhang mit dem das Receptaculum seminis darstellenden zur Entwickelung kommt. Diese Auffassung begründet sich nicht blos auf das Fehlen der Schleifencanäle in den mit jenen umgewandelten Organen versehenen Metamere, sondern auch auf die Gleichartigkeit der Ausmündung mit jenen der Schleifencanäle. Bei einigen (Lumbriculusus, Stylodrilus, Trichodrilus) ist die Vertheilung eines umgewandelten Schleifencanalpaares auf zwei Metameren höchst bemerkenswerth. In dem ein Paar Receptacula seminis enthaltenden Körpersegmente lagern nämlich die innern Anfangsstücke von zwei Vasa deferentia, die sich zum nächsten Körpersegmente begeben, um mit den diesem angehörigen, vollständige Vasa deferentia vorstellenden Schleifencanälen sich zu verbinden. So entstehen Vasa deferentia, die doppelte Binnenmündungen, je eine in zwei auf einander folgenden Segmenten aufweisen. Die eine davon gehört typisch dem Stamme des Schleifencanals an, die andere gehört zu jenem,

dessen äusseres Endstück zu einem Receptaculum seminis verwendet wurde (Trichodrilus.)

Ausser einer drüsigen Beschaffenheit der unmittelbaren Canalwände, wie sie für bestimmte Abschnitte bei Schleifencanälen der Lumbricinen geschildert wurde und auch in grösserer Ausdehnung bei den limicolen Scoleinen sich findet, bestehen noch andere Zustände, die für den secretorischen Charakter der Schleifencanäle von Bedeutung sind. Es finden sich nämlich verschiedene Abschnitte mit Drüsenzellen besetzt. Bald ist das Endstück, wie es von LEYDIG (Z. Z. III. S. 322) bei Tubifex geschildert ward, vor seiner blasenartigen Erweiterung mit gestielten Drüsenzeilen besetzt, bald erscheint die eine conglobirte Zellenmasse am Anfange dicht hinter der trichterförmigen Binnenmündung (Lumbriculus, Trichodrilus nach CLAPARÈDE). Endlich kann ein grösserer Abschnitt des Canals von grossen Zellen umgeben sein, wie bei Limnodrilus, welches Verhalten an die Zellen des labyrinthförmigen Abschnittes bei den Hirudineen erinnert. Es besteht hier gegen letztere nur die Verschiedenheit, dass ein einfacher Canal die Zellenmasse geschlängelt durchsetzt, indess bei ersterem der Canal in der Zellenmasse vielfach Anastomosen bildet. Am vollständigsten wird der Schleifencanal als drusiges Gebilde erscheinen, wo seine Windungen von einer feingranulirten Zellenmasse zu einem compacten Ganzen vollständig umschlossen sind (Phreoryctes, Pachydrilus, Enchytraeus). In den meisten Fällen besitzen die Canäle, wenigstens auf grössern Strecken, Wimpern, deren Richtung von innen nach aussen geht. Mit Ausnahme der vorderen (6) Körpersegmente finden sie sich an allen übrigen, wo sie nicht die oben berücksichtigten Umbildungen erleiden. Zuweilen fehlen sie auch an den benachbarten Segmenten.

Für die *Chätopoden* ergeben sich die Schleifencanäle in einem mit den Scoleinen im Allgemeinen übereinstimmenden Verhalten. Doch erscheint die Differenzirung eines Theiles von ihnen in Organe, die der Fortpflanzung dienen, weniger ausgesprochen zu sein, so dass sie sich mehr gleichartig verhalten. Wo eine Beziehung jener Geschlechtsapparate genauer nachgewiesen ist, wie durch HERING (de Alciopărum partibus genitalibus organisque excretoriis. Lips. 1860.) bei den Alciopen, später auch durch mehrere andere Autoren, ist eine grössere Anzahl von jenen Organen in jener Function gefunden worden. Die Ausmündung findet sich hier auf der Rückenfläche, wie solches auch bei Capitella der Fall ist.

Den Excretionsorganen der Ringelwürmer dürfen vielleicht auch die Drüsenschläuche beigezählt werden, welche bei den *Tubicolen* im vordern Körpertheile liegen und an den Bauchflächen der ersten Segmente ausmünden. Wenn sie auch der verbreitetsten Annahme zufolge als Drüsenorgane fungiren, deren Secret beim Bau der Röhre verwendet wird, so ist damit noch nicht ausgeschlossen, dass sie aus denselben Gebilden hervorgehen, welche auch bei andern Anneliden die mannichfaltigsten Functionsbeziehungen eingehen. Für eine bestimmte Aeusserung fehlen jedoch noch sichere morphologische Anhaltepuncte. Sie finden sich bei Terebellen und Sabellen als ansehnliche, zuweilen gelappte Organe, die bei den Larven sehr frühzeitig zur Entwickelung kommen, wo in ihnen Wimperbewegung vorkommt. Diese findet sich auch später noch bei Protula im Ausführgange, der hier beide Drüsen vereinigt. Wenn er, wie CLAPARÈDE angibt, in die Mundhöhle sich öffnet, so würden diese Organe den excretorischen nicht gut beizuzählen sein. Dasselbe gilt für zwei gewundene Schläuche, die bei Siphonostomum im Vordertheile des Körpers liegen und die von QUATREFAGES für Speicheldrüsen erklärt worden sind.

Organe der Fortpflanzung.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung.

§ 91.

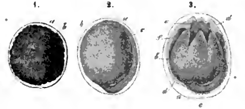
Die ungeschlechtliche Fortpflanzung spielt unter den Würmern noch eine wichtige Rolle in den verschiedenartigsten Formen, und combinirt sich bei vielen Abtheilungen mit der geschlechtlichen Vermehrung zu weitläufigen Kreisen der Entwickelung. Indem mehrfache Generationsfolgen, aus einem durch geschlechtliche Zeugung entstandenen Embryo hervorgegangen, sich ungeschlechtlich, durch Sprossung oder Knospung vermehren, tritt die in einer späteren Generation erscheinende geschlechtliche Differenzirung fast in den Hintergrund, und concurrirt in ihren Leistungen nur durch Massenproduction des Zeugungsstoffes mit der ungeschlechtlichen Vermehrung. Da die letztere in einzelnen Fällen durch besondere Organe vermittelt wird, und da wir die Organisation auch der ungeschlechtlichen Zustände bereits berücksichtigen mussten, wird es nöthig, auch auf die Art der Entstehung Rücksicht zu nehmen, und somit die vorzüglichsten Erscheinungen der ungeschlechtlichen Vermehrung zu betrachten.

Je nach der Stufe, auf der sich der ungeschlechtlich sich vermehrende Organismus befindet, können mehrere Abtheilungen dieser Vermehrungsweise unterschieden werden, die sich zu einander sehr verschieden verhalten. Man unterscheidet so Vermehrungsweisen, die am noch unentwickelten Organismus, und solche, die am entwickelten, vollendeten Organismus vor sich gehen. Die letzteren können wieder nach der Art der Vermehrung in zwei Abtheilungen geschieden werden, so dass wir im Ganzen drei Hauptformen aufstellen können.

I. Von den Vermehrungsweisen, die im Laufe der Ontogenese auftreten, bieten die Würmer zahlreiche Beispiele dar. Hieher zählen jene Vorgänge, die z. B. bei *Nemertinen* beobachtet sind, wo aus einem Ei mehr als Ein Embryo hervorgeht, und zwar in der Weise, dass nur ein Theil des gesammten Materials zu jenen Embryonen verwendet wird, während ein anderer als primitive Embryonalhülle nur eine vorübergehende Rolle spielt. Aehnlich wird auch bei den *Bryozoën* die Entstehung mehrerer Individuen aus einem Embryo beobachtet, von dem ebenfalls ein Theil, die äussere Hülle, beiden Thieren gemeinsam ist. Der Vorgang der Neubildung entspricht hier einem Knospungsprocesse, dessen Producte mit einander in Verbindung bleiben. Derselbe Vorgang findet sich bei den *Tunicaten* unter den Ascidien in Verbreitung. Er führt als eine Sprossenbildung am embryonalen Leibe bald zur Entstehung getrennter Individuen (Didemnum), bald zur Bildung eigenthümlicher Thierstöcke. In diesem letzteren Falle differenzirt die Embryonalanlage allmählich eine Mehrzahl von Individuen (Fig. 60. 3. *f*), die aber immer bis zu einem gewissen Grade sich sondern. Für jedes Individuum bildet sich ein Athemsack und die ihm zugehörigen Theile, wogegen

aus dem allen gemeinsam bleibenden Theile die Anlage einer Cloake (c) entsteht (zusammengesetzte Ascidien). Von da an bis zu dem zu getrennten Individuen führenden Zustande kommen manche Uebergänge vor, zu denen auch die bei Pyrosoma bestehende Erscheinung, abgesehen von ihren Besonderheiten, gerechnet werden kann.

Fig. 60.



Die sämmtlichen berührten Fälle stimmen darin zusammen, dass sie aus einer Vermehrung des Dottermaterials abgeleitet werden können, indem die Neuproduction durch den Sprossungsprocess sich äussert, bevor dem Embryo eine selbständige Existenz wird. Der Materialüberschuss im Eie stammt also hier noch aus dem mütterlichen Organismus.

Anders verhalten sich die gewöhnlich mit den bereits betrachteten verbundenen Erscheinungen bei den *Plattwürmern.* Ungeschlechtliche, an Jugendzuständen vor sich gehende Fortpflanzungsformen erscheinen hier auf dem Boden des Parasitismus. Von solchen können drei nur in ihren ersten Vorgängen sich aneinander schliessende, sonst jedoch verschiedene Formen aufgestellt werden.

1) Vermehrung durch innere Sprossen, welche aus dem Leibesparenchym eines Mutterthieres (Amme) entstehen und sich entweder zu dem letzteren gleichartigen, oder zu ungleichartigen Individuen gestalten. Beispiele für diese Erscheinung liefert die Entwickelungsgeschichte der *Trematoden*, besonders jene der Distomen. Aus einem befruchteten Eie entwickelt sich ein Embryo, der nicht in ein dem Mutterthiere ähnliches Wesen sich umwandelt, sondern, die Trematodenorganisation entweder gar nicht erreichend oder die Anlage dazu nicht weiterbildend, zu einem als »Keimschlauch« bezeichneten Organismus wird. Je nach dem Mangel oder dem Vorhandensein einer Darmanlage werden diese Keimschläuche als »Sporocysten« (nach Van Beneden) oder »Redien« (nach de Filippi) unterschieden. In den Keimschläuchen entstehen aus sich ablösenden Theilen des Körperparenchyms (Keimkörnern) entweder wieder neue Folgen gleichartiger Gebilde, oder es bilden sich in ihnen anders gestaltete Wesen, Cercarien, die nur durch den Besitz eines beweglichen Körperanhanges von der geschlechtlich entwickelten Form unterschieden sind. Sie gehen in letztere über, in der Regel nach dem Bestehen eines Encystirungsprocesses, zuweilen auch ohne denselben. Auch mit

Fig. 60. Entwickelung von *Botryllus.* 1. Ei am Ende der Dottertheilung. *a* Hülle. *b* Dotter. 2. Aus der Embryonalanlage hat sich der Ruderschwanz *c* differenzirt. 3. Es sprossen einzelne Individuen im Umfange der Embryonalanlage hervor um einen gemeinsamen Abschnitt (*c*) die Cloake. *d* Gemeinschaftliche Hülle. Nach Kölliker.)

Ueberspringen der Cercarienform können in einzelnen Fällen Distomen in Redien oder Sporocysten entstehen. Beachtenswerth ist, dass diese verschiedenen, einem Entwickelungskreise angehörigen Formzustände jedes Stadium innerhalb eines anderen Organismus als Parasiten durchlaufen, so dass an einen Einfluss des die Wohnstätte bietenden Organismus auf den Parasiten gedacht werden muss. Jedes der Einzelstadien ist so als eine durch Anpassung modificirte Form, die eben so oft verschieden sein wird, als die äusseren Lebensbedingungen jedesmal andere werden. Für die Vermehrung selbst gibt die durch den Parasitismus bedingte Lebensweise in Concurrenz mit dem niedern, noch nicht geschlechtlich differenzirten Zustande des Organismus genügende Erklärungsgründe her.

2) Die zweite Form ist mit der ersten innig verwandt. Sie ist dadurch unterschieden, dass die in einem ungeschlechtlichen Organismus entstehenden neuen Individuen sich nicht sofort in ihrer Anlage vom mütterlichen Boden trennen, sondern erst allmählich nach Erlangung einer bestimmten Organisation sich von ihm ablösen. Ein anderer Unterschied liegt in der Beziehung zum Mutterboden, zum sprossentreibenden Organismus. Die Sprossen erheben sich nach aussen hin, und wo sie ins Innere des sprossenden Körpers einragen, oder sogar frei in denselben gerathen, steht doch immer die Oberfläche des Sprösslings mit der Aussenfläche des sprossenden Körpers, wenn auch nur vorübergehend in unmittelbarem Zusammenhange. Man kann diesen Vorgang als äussere Sprossung von dem ersten, der inneren Sprossung (oder Keimkörnerbildung) unterscheiden. Als Beispiel ist die Entwickelung der *Blasenbandwürmer* anzuführen. Auch hier ist es der parasitische Zustand, welcher die ungeschlechtliche Vermehrung begleitet. Aus dem frei im Wasser lebenden oder auch erst im Darmcanal eines andern Organismus sich entwickelnden Embryo entsteht, nachdem derselbe in irgend ein Organ gelangt ist, ein blasenförmiger Körper. Dieser kann nun für verschiedene Entwickelungszustände den Ausgangspunct bieten. Von der Innenfläche der mit Flüssigkeit gefüllten Blase sprosst ein zapfenartiges Gebilde ins Innere der Blase vor, in welchem sich der sogenannte Bandwurmkopf anlegt. Indem sich der letztere nach aussen hervorstülpt, hängt die Blase hinten mit ihm zusammen, und bildet so einen Theil des Bandwurmkörpers. Dieser die C y s t i c e r c u s-form repräsentirende Zustand geht nach dem Verluste der Schwanzblase einen Sprossungsprocess ein, den wir unter die folgende Abtheilung einordnen wollen. Die Cysticercusform (Finne) bietet uns aber noch Anknüpfungspuncte für andere Verhältnisse. Anstatt des einen ins Innere der Blase wachsenden Zapfens, können von der Blasenwand aus zahlreiche entstehen, die sich ganz nach Art der Finnen verhalten und von der Blase unter gewissen Umständen abgelöst, eben so vielen Bandwürmern die Entstehung geben. Diese Form (C o e n u r u s) kann somit als vielköpfige Finnenform betrachtet werden. An sie schliesst sich eine andere an. Nehmen wir an, dass die nach innen Sprossen treibende Blase unter Grössenzunahme nach aussen bedeutende Cuticularschichten absetzt, indess die Knospen niemals nach aussen sich umstülpen, dass aber diese Knospen sich nicht blos in gleicher Weise wie beim Cysticercus und Coenurus differenziren, sondern blasenartig

umgebildet neue Knospen an ihrer Innenwand erzeugen, so erhalten wir die Echinococcusform. Diese gliedert sich wieder in mehrfache Unterabtheilungen, je nach dem Verhalten der an der primären Blase sprossenden Bandwurmköpfchen und deren Umbildung in neue Blasen (Tochterblasen).

Auch diese unter den Begriff des Generationswechsels gerechneten Erscheinungsweisen von ungeschlechtlicher Vermehrung müssen aus dem Parasitismus erklärt werden, und durch diese Art ihrer Genese sind sie von anderen Erscheinungen des Generationswechsels gänzlich verschieden. Man hat sich zum Verständniss dieser Auffassungsweise vor allem zu vergegenwärtigen, dass der Parasitismus aus einer allmählich entstandenen Beziehung zweier Organismen zu einander hervorging, sowie dass der Parasit aus dem freien Zustand in den schmarotzenden überging. Die Veränderungen, welche parasitisch lebende Organismen im Vergleich zu ihren nicht parasitischen Verwandten aufweisen, können aus dem Parasitismus abgeleitet, und somit als erworbene Zustände betrachtet werden. Die ungeschlechtliche Vermehrung, die hier zwischen die geschlechtliche Fortpflanzung eingeschaltet ist, hat man sich also, zwar an sich als Aeusserung des niederen Organisationszustandes, aber nur im Zusammenhang mit dem Parasitismus zu denken, der das eigentlich erregende Moment dazu abgibt.

Für das Nähere dieser höchst interessanten Erscheinung sind ausser den neueren Handbüchern der Zoologie vorzüglich LEUCKART's Arbeiten, namentlich dessen Parasitenwerk nachzulesen.

Die oben kurz angegebene Auffassungsweise des Generationswechsels der Trematoden und Cestoden kann näher begründet werden. Zuerst sind beide Abtheilungen auseinander zu halten. In den Trematoden liegen die einfacheren Zustände vor, bei den Cestoden complicirtere, in dem Maasse als die letzteren, an sich schon rückgebildet, wohl aus trematodenähnlichen Formen hervorgegangen sind. Bei den *Trematoden* ist von Bedeutung, dass die Fortpflanzung der Sporocysten und der Redienform aus »Keimkörnern« erfolgt, also aus Zellgruppen, die von dem Körperparenchym dieser Thiere sich ablösen, um sich im Innern des Körpers weiter zu entwickeln. Es lässt sich von da aus eine Brücke zu der geschlechtlichen Vermehrung hinüber schlagen, wenn man die bei den *Gyrodactylen* bestehenden Verhältnisse in den Kreis der Betrachtung zieht. Nach der Entdeckung von v. SIEBOLD (Z. Z. I. S. 347) entstehen in Gyrodactylus mehrere in einander geschachtelte Generationen, die eine dem Mutterthier gleiche Organisation erlangen. Durch WAGENER (A. A. Ph. 1860. S. 768) wurde sowohl die geschlechtliche Entwickelung des Mutterthiers als auch derselbe Zustand für den im Uterus des ersteren befindlichen Embryo nachgewiesen. Dagegen ist der im Uterus des letzteren eingeschlossene Embryo, der bereits wieder einen Embryo umschliesst, in welchem die Anlage einer vierten Generation zu erkennen ist, ohne eine solche Differenzirung und beide bestehen anscheinend aus gleichförmigen Zellen. Wenn aber auch für die Tochtergeneration eine geschlechtliche Zeugung angenommen werden kann, so wird eine solche für die Generation des Enkels und Urenkels ausgeschlossen bleiben. So weit diese Verhältnisse bis jetzt erkannt sind, liegt also für letztere eine ungeschlechtliche Zeugung vor, wenn es auch nicht blos höchst wahrscheinlich, sondern gewiss ist, dass später eine geschlechtliche an ihre Stelle tritt. Nun ist von WAGENER gezeigt worden, dass Enkel und Urenkel aus unverbrauchten Theilungsproducten der Eizellen hervorgehen, aus welchen das Tochterthier sich bildete, und man könnte von da aus die Anschauung gewinnen, dass die Befruchtung des Eies der Tochter auf jene seiner Derivale fortwirke. Durch

diese Hypothese wird jedoch nichts erklärt, denn es ist hier jede Zelle ein directer oder indirecter Abkömmling eines befruchteten Eies. So bleibt denn einfach die Thatsache, dass aus einem Körpertheile auf ungeschlechtlichem Wege ein neues Individuum entsteht. Für jede Generation ist es aber immer nur Ein Embryo, der so sich bildet, da die späteren mit der Entwickelung der Geschlechtsorgane auf geschlechtlichem Wege entstehen. Vergleichen wir dieses Verhalten mit den im Entwickelungskreise der Distomen gelegenen Erscheinungen, so würde in den Keimschläuchen ein dem Vorgange bei Gyrodactylus analoger gegeben sein. Die Verschiedenheit liegt nur darin, dass bei letzterem in einander geschachtelte Generationen auftreten, die nur je einmal einen Embryo ungeschlechtlich produciren, um später geschlechtlich zu werden. Der bei Gyrodactylus im eingeschachtelten Zustande (in der je dritten und vierten Generation) waltende Process geht bei den Distomen ausserhalb des mütterlichen Organismus vor sich und beschränkt sich auch nicht auf Ein Individuum, sondern bringt deren viele hervor. Dabei erreicht das keimerzeugende Thier niemals einen geschlechtlichen Zustand, es verharrt in dem Stadium, welches bei Gyrodactylus nur vorübergehend ist. Ferner ist bei Gyrodactylus das den Embryo aufbauende Material anatomisch einer Eizelle vergleichbar, während es bei den Sporocysten und Redien der Distomeo auch diese Bedeutung verloren hat.

Die Degeneration des parasitischen Organismus geht in einzelnen Fällen noch weiter und zeigt sich noch von andern Vermehrungserscheinungen begleitet. Durch Auswachsen der Sporocysten in mannichfachen Richtungen entstehen geflechtartige Stränge, wie sie in der Form des als Bucephalus polymorphus bekannten merkwürdigen Schmarotzers in unsern Teichmuscheln bestehen, und in minderer Entwickelung bei Leucochloridium paradoxum vorkommen. Durch Abschnürung einzelner Stücke dieser Keimschläuche wird eine Vermehrung durch Theilung repräsentirt.

Eine der bei den Keimschläuchen der Trematoden ähnliche Vermehrung durch Keime weist die in ihren übrigen Beziehungen noch räthselhafte von Krohn (Fror. Not. 1830) in den »Venenanhängen« der Cephalopoden entdeckte Gattung Dicyema auf. (Vgl. Kölliker Bericht von der zoot. Aust. S. 59. G. Wagener A. A. Ph. 1857. S. 354.)

Die zwischen den geschlechtlichen Generationen der Distomen liegenden ungeschlechtlichen entsprechen immer dem Vorkommen innerhalb besonderer Wirthe. Die Gattungen Monostomum, Amphistomum u. a. schliessen sich in der Entwickelung den Distomen an, indess bei den Gattungen Tristomum, Polystomum u. a. kein solcher Generationswechsel vorzukommen scheint.

Was die *Cestoden* betrifft, so wird bei diesen die ungeschlechtliche Vermehrung noch weiter von der geschlechtlichen entfernt. Bei den Trematoden verbindet das unbefruchtete Ei des Gyrodactylus die geschlechtliche Vermehrung mit der ungeschlechtlichen durch Keimkörner. Diese letzteren führen zu der ungeschlechtlichen Vermehrung der Cestoden. Das bei den Trematoden von der Körperwand in den Leibeshohlraum gerathende Bildungsmaterial zur ungeschlechtlichen Vermehrung, bleibt an dem blasenförmig umgebildeten Cestodenkörper (Coenurus oder Echinococcus) bis zur Differenzirung in das Bandwurmköpfchen in Continuitätsverbindung. Obwohl in das Innere der Blase einragend und als eine Wucherung der Innenwand derselben sich darstellend, ist doch durch die Umstülpung nach aussen eine Eigenthümlichkeit gegeben. Diese wird bei Echinococcus durch die Abschnürung der zu Tochterblasen sich entwickelnden Knospen einigermassen verwischt, sie kann aber auch hier der Entwickelung der Trematoden gegenüber aufrecht erhalten werden. Die blasenförmigen Lebenszustände, von Leuckart als dem normalen Entwickelungskreise bestimmter Arten angehörig aufgefasst, werden ebenso wie die ungeschlechtlichen Stadien der Trematoden von bestimmten Verhältnissen des Parasitismus abhängig sein müssen. Wir haben auch sie als Zustände zu betrachten, die durch das Zwischentreten eines bestimmten von jenem des geschlecht-

lich entwickelten Thieres verschiedenen Aufenthaltes in der Generationsfolge entstanden sind. —

Die proliferirende Blasenform scheint sich nur über wenige Arten der Gattung Taenia als Zwischenglied der Entwickelung zu erstrecken, die nicht proliferirende Blasenform (Cysticercusform) dagegen fast durchgehend verbreitet zu sein, wenn auch die Entwickelung der Blase verschiedene Grade erkennen lässt. Wenn wir annehmen, dass diese einzelnen Stadien einer Reihe von Generationen durch bestimmte Bedingungen des Parasitismus entstehen, so wird es auch verständlich, dass sie in andern Fällen mangeln können. So fehlt die Cysticercusform wahrscheinlich den Bothryocephalen, sowie die von ersterer abgeleitete Coenurus- und Echinococcusform sogar nur in sehr beschränkter Ausdehnung vorkommt.

§ 92.

II. Die zweite Hauptform der ungeschlechtlichen Vermehrung geht am ausgebildeten Organismus vor sich; sie erscheint niemals in der Richtung der Hauptaxe des Körpers. Durch Sprossenbildung, deren Producte sich nicht von einander oder vom Mutterthiere trennen, entstehen wiederum Thierstöcke. In grosser Ausdehnung findet sich dieser Zustand bei den *Bryozoën*, aber auch bei den *Tunicaten*. In der letzteren Classe treffen sich diese Verhältnisse bei den geselligen Ascidien, wo von einem einzelnen Thiere sich Ausläufer bilden, die allmählich neue Individuen hervorknospen lassen. Da die Einleitung der Knospenbildung vom Ernährungsapparate (Gefässystem) aus geschieht, auch nicht immer auf bestimmte Localitäten beschränkt ist, macht sich eine Uebereinstimmung mit niederen Zuständen geltend, und wir werden an die Stockbildung von Cölenteraten erinnert. Sehr verschieden hievon ist die Knospung, wie sie bei den schwimmenden Tunicaten (Salpen und Cyclomyarier) stattfindet. Hier besteht ein besonderes Organ, der Keimstock, Knospenstock (Stolo prolifer), zur Vermittelung des Knospungsprocesses. Bei Doliolum erscheint er als ein meist von der dorsalen Körperfläche nahe an der Auswurfsöffnung entspringender Körperfortsatz; bei den Salpen wie bei Pyrosoma ventral entstehend, bietet er nur anfänglich übereinstimmende Momente dar, um, anstatt nach aussen vorzusprossen, seine Lagerung auf verschiedene Weise innerhalb eines meist in der Nähe des Darmes gelegenen Hohlraums zu nehmen. Auch in seiner Beziehung zur Knospung verhält sich der Keimstock der Salpen verschieden von jenem bei Doliolum. Bei letzterem entstehen nämlich auf dem Keimstocke reihenweise angeordnete Knospengenerationen, die sogar ein dimorphes Verhalten darbieten können. Die Knospen sind dabei mit dem Keimstocke durch kurze Fortsätze in Zusammenhang. Bei den Salpen entstehen gleichfalls am Keimstocke Knospen, aber jede derselben umfasst mit ihrer Basis die Hälfte des Umfangs der ersteren, so dass bei der Bildung von zwei Reihen solcher Knospen, das Material des Keimstockes selbst in den Körper der Knospen übergeführt wird. Die Reife der kettenförmig unter einander verbundenen jungen Sprösslinge geht dem zufolge mit einer Auflösung des betreffenden Keimstockabschnittes einher.

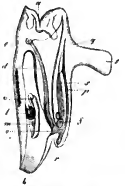
Das Verhalten dieser Einrichtung führt wieder zu einem »Generationswechsel«, indem die mit solchen Keimstöcken ausgestatteten Formen stets geschlechtslos sind. Man könnte so den Keimstock als eine den Geschlechts-

apparat auch anatomisch compensirende, vielleicht aus einem Eierstock hervorgegangene Einrichtung betrachten, um so mehr, als die Keimstätten der Eier bei vielen Tunicaten stielartige Bildungen sind. Dies Verhältniss ist jedoch anders aufzufassen. Die Bildung von sprossenerzeugenden Ausläufern, wie sie bei den Ascidien (A. sociales) stattfindet, localisirt sich auf eine bestimmte Körperstelle an der ventralen Fläche des Körpers bei Pyrosoma und Salpa, auf die dorsale bei Doliolum. Bei Pyrosoma ist ein in den Mantel gerichteter Keimstock vorhanden, an dem je nur eine einzige Knospe sich bildet; daneben bestehen noch Geschlechtsorgane (Huxley). Es kann also nicht daran gedacht werden, dass der Keimstock zum Geschlechtsapparat gehört. Bei den Salpen und Doliolum bilden die Keimstöcke im Gegensatze zu Pyrosoma reiche Generationen von Knospen. Damit trifft aber der Mangel des Geschlechtsapparats zusammen, der sich rückgebildet haben

Fig. 61.



Fig. 62.



wird, in demselben Maasse, als der Sprossungsprocess am Keimstocke zunahm. Bei den Salpen sind die Abkömmlinge der ungeschlechtlichen Generation geschlechtlich entwickelt, und so entsteht eine reine alternatio generationis, indess bei Doliolum die ungeschlechtliche Fortpflanzung erst nach mehrfachen keimstocktragenden Generationen erschöpft wird. Dennoch nähern sich die Cyclomyarier mehr der ursprünglichen Ascidienknospung; einmal durch den äusserlichen Keimstock, und dann durch die Art der Verbindung der Sprossen mit dem Keimstocke. Der innere Keimstock der Salpen entfernt sich eben durch seine Lagerung von dem Ausgangspuncte nicht weniger, als durch die Entstehung seiner Sprossen, durch welche das Keimstockmaterial völlig verbraucht wird.

Fig. 61. Ungeschlechtliche Form von *Salpa pinnata* (solitäre Form). *n* Nach aussen tretende Embryonenkette.

Fig. 62. Geschlechtliche Form von *Salpa pinnata* (Kettenform). *t* Verbindungszapfen. *a* Eingangsöffnung. *b* Auswurfsöffnung. *c* Ganglion. *d* Kieme. *f* Herz. *h* Bauchfurche. *r* Leberschlauch. *v l m* Embryo mit Embryonalorganen. (Nach C. Vogt.)

Die Gesammterscheinung des Generationswechsels der Tunicaten wird also als Arbeitstheilung aufzufassen sein, zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, die anfänglich vereint, allmählich auf besondere Individuen verlegt werden.

Die ungeschlechtliche Vermehrung der Bryozoën geht auf doppelte Weise vor sich. Bei einer Anzahl sind in der Leibeshöhle besondere Körper beobachtet, die von meist biconvexer Scheibenform aus einer Menge von Zellen bestehen, und ähnlich wie die Eier von der Leibeswand aus, oder den oben erwähnten Strängen entstanden sind. Diese Gebilde (Statoblasten Allman) stellen sich ablösende, freie Sprossen vor, die sich ausserhalb des mütterlichen Körpers zu Bryozoën entwickeln. Nach Van Beneden können sogar mehrere (3) Individuen aus einem solchen Körper entstehen. Ihr fester Ueberzug, der bei manchen sogar mit hakentragenden Stacheln etc. besetzt sein kann, erinnert an die Eikapseln der Hydren. Nach Nitsche entwickelt sich nur ein Theil des Zellenmaterials vom Statoblasten zum künftigen Thiere, ein anderer geht in der Bildung der oft sehr complicirten Chitinhülle auf. Die andere Art der ungeschlechtlichen Vermehrung geschieht durch Sprossenbildung, die meist an einer Seitenwand (dem Rücken) des Thiers erfolgt. Sprossung führt zur Bildung der bei den Bryozoën verbreiteten Colonien. Je nachdem die Sprosse lateral verbleibt und mit dem Mutterthier gemeinsamen Boden theilt, oder bei Streckung des Körpers terminal sich ausdehnt, wird die Gestalt der Colonie eine flächenhaft ausgebreitete, oder in die Höhe sich erhebende und ramificirte werden.

Bezüglich der Geschlechtsverhältnisse der Bryozoën wird von Van Beneden das Vorkommen einzelner getrennt geschlechtlicher Individuen neben hermaphroditischen in derselben Colonie behauptet.

Der Sprossungsprocess der Ascidien findet bei den geselligen Formen meist dicht an der Befestigungsstelle statt. Je nachdem sich der knospende Fortsatz (Stolo) weiter vom Mutterthiere entfernt oder noch in einen Theil des Mantels des letzteren hineinwächst, entstehen verschiedene Zustände der Colonien. Die Einzelthiere hängen entweder nur an der Basis durch wurzelartige Verbindungsstränge zusammen (z. B. Clavelina), oder sie sitzen einem gemeinsamen Stiele an (z. B. Chondrostachys), oder sie werden von einem gemeinsamen Mantel umschlossen (z. B. bei Pyrosoma), der sie auch dann noch vereinigt, wenn die Gefässverbindung mit dem mütterlichen Organismus aufgehört hat.

Ueber die Fortpflanzung der Ascidien vergl. Savigny, Milne-Edwards, Van Beneden, Huxley (op. c.). Die Fortpflanzung von Doliolen s. Krohn und Gegenbaur. Ueber Pyrosoma s. Huxley. Ann. Mag. N. H. 1860. Ueber den Generationswechsel der Salpen vergl. ausser Chamisso, Quoy und Gaimard, Krohn, Huxley und Vogt noch H. Müller Z. Z. IV S. 329.

Die Verbindungsstelle der Keimstocks der Doliolen mit dem Körper ist nicht immer dieselbe. Die dorsale Verbindung herrscht zwar bei den einzelnen Generationen vor, allein bei einer Generation kommt auch ein ventraler Knospenstock vor. Die letztere bei Salpen und Pyrosoma allein vorhandene Form wird als die ursprüngliche gelten müssen, da die Verbindung der Ascidien mit der Colonie gleichfalls von der ventralen Fläche aus stattfindet. Die Entstehung des Knospenstockes der Salpen geht von der äussern zelligen Körperhülle aus, die später die äussere Schichte des sogenannten inneren Mantels vorstellt. Das Innere dieses anfänglich zapfenartig gestalteten, dann meist hakenförmig gekrümmten Gebildes steht mit dem Blutcanalsystem im Zusammenhang und weist einen ein- und austretenden Blutstrom auf. Die den Knospenstock umschliessende, vom äusseren Mantel begränzte Höhlung passt sich der Gestalt des Knospenstockes an.

Für die Beurtheilung der Ableitung des Knospenstocks hat man noch die schwimmende Lebensweise der betreffenden Tunicaten mit in Betracht zu ziehen. Indem wir den Generationswechsel der Salpen von der einfachen Sprossenbildung der Ascidien ableiteten, ergibt sich zugleich die bedeutende Verschiedenheit gegen die andern bei Würmern vorhandenen Generationswechselformen. Man sieht aber auch, wie es nöthig ist, der Erscheinung von einer ganz andern Seite her sich zu nähern, um sie verstehen zu lernen, und wie sehr es zweitens nöthig ist, in dem Worte Generationswechsel nicht mehr als die Bezeichnung einer Erscheinung zu sehen.

§ 93.

III. Die dritte Hauptform der ungeschlechtlichen Vermehrung ist von den beiden vorhin aufgeführten dadurch verschieden, dass sie nicht wie jene, die geschlechtliche in gewissen niederen Lebenszuständen der Art ersetzt, und dass ihre Productionen in der Richtung der Hauptaxe des Körpers stattfinden. Ihr Wesen beruht in einer Differenzirung, in einer Sonderung von Theilen des Körpers, den Gliedstücken (Metameren). Die *Cestoden* zeigen diese Erscheinung in ihren einfachsten Verhältnissen. Bei den die niederste Stufe einnehmenden Caryophylläen bleibt der ganze Körper stets einfach, ohne Andeutung einer Metamerenbildung. Nur eine Trennung in zwei, aber ungleichwerthige Abschnitte ist darin bemerkbar, dass der gesammte Geschlechtsapparat auf die hintere Körperhälfte zusammengedrängt ist, während er bei anderen Plattwürmern, den Trematoden und Turbellarien, sich durch den ganzen Körper vertheilt. In jener Localisirung der Fortpflanzungsorgane auf den Hintertheil des Leibes haben wir die erste Andeutung einer für die Bandwürmer charakteristischen Erscheinung. Der Körper ist in einen geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Abschnitt gesondert. Der geschlechtliche Körperabschnitt differenzirt sich allmählich zu einem vom ungeschlechtlichen Vorderkörper abgesetzten Gliedstücke, deren sich immer neue vom ungeschlechtlichen Vorderkörper her nachbilden. Der letztere, auch als Skolex bezeichnet, erzeugt somit durch einen fortlaufenden Sprossungsprocess geschlechtlich entwickelte Gliedstücke (Metameren, Proglottiden nach Van Beneden), von denen das hinterste immer das älteste ist. Von da an folgen immer jüngere gegen den stets geschlechtslos bleibenden Vordertheil. Je nachdem die Proglottiden reichlich oder spärlich hervorsprossen, oder früher oder später sich lösen, entsteht eine verschiedengradig entwickelte Kette, die Bandwurmkette (Fig. 63. 2). Von dem Zustande der Geschlechtsorgane der Proglottiden bei deren Ablösung erscheint die längere oder kürzere individuelle Lebensdauer der freigewordenen Pro-

Fig. 63.

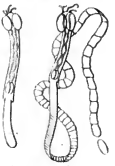


Fig. 63. 1. Skolexform von *Tetrarhynchus*. 2. Proglottiden erzeugende Form von demselben. (Nach Van Beneden.)

glottiden abhängig. So können die Proglottiden, wie z. B. bei Echineibothryum minimum bei einer sehr frühen Ablösung, die Reife ihrer Geschlechtsproducte erst im freien Zustande erlangen, indess ihnen in anderen Fällen nur eine ganz kurze individuelle Lebensdauer zukommt.

Diese unter den Begriff des Generationswechsels gerechnete Erscheinung ist mit der oben bei Trematoden besprochenen nur ganz oberflächlich verwandt. Sie spielt sich an Einem in verschiedene Rangordnungen tretenden Individuum ab, indess bei den Trematoden eine Generationsfolge von Individuen das Substrat der Erscheinung bildet. Der Parasitismus der Cestoden erscheint hiebei von untergeordneterem Einflusse, und kann — ausser der gewiss von ihm abhängigen Rückbildung der Ernährungsorgane — nur darin von Belang sein, als er dem Organismus günstige, die Massenproduction von Proglottiden (Metameren) fördernde Ernährungsverhältnisse bietet.

Die Wiederkehr derselben Erscheinung bei den *Anneliden* spricht gleichfalls gegen jede Beziehung zum Parasitismus. Hier gibt es zweierlei Verhältnisse zu unterscheiden. Erstlich die Metamerenbildung, welche die Anneliden mit anderen Würmern wie mit den Arthropoden gemein haben, und von der bereits früher gehandelt worden ist (S. 161). Da sie ihre während der individuellen Entwickelung entstehenden Producte nicht sich selbständig differenziren lässt, so führt sie wohl zu zusammengesetzteren Organismen, aber nicht unmittelbar zur Neubildung selbständiger Individuen, fällt aber insofern hier in Betracht, als sie den Ausgangspunct einer zweiten Erscheinung vorstellt. Diese bildet ein Sprossungsprocess neuer Individuen. Er ist beobachtet bei einigen Sabelliden, sehr verbreitet bei den Sylliden, dann bei Protula, ferner bei Naiden, bei Chätogaster u. a. Der Vorgang stellt sich immer in der Art ein, dass aus einem Metamer eine Folge von neuen Metameren entsteht, welche zusammen ein neues selbständiges Individuum bilden. Der Vorgang beginnt vor dem letzten Körpersegmente, hier entsteht der erste Sprössling, von welchem ein zweiter hervorgehen kann, und so kann der Process immer weiter nach vorn schreiten, während der sprossenerzeugende Wurm immer neue Metameren, die in jenen Vorgang gezogen werden, hervorbildet. Auf diese Weise entsteht eine Kette aneinandergereihter Individuen, von denen das hinterste immer den ältesten Sprössling vorstellt. Wenn wir davon absehen, dass hier jedes umgebildete Individuum, gleichwie das sprossentreibende, aus einem gegliederten Körper besteht, so kommt die ganze Erscheinung jener bei den Cestoden gleich. Die Parallele wird dadurch noch vervollständigt, dass das sprossentreibende Thier wenigstens in vielen Fällen ungeschlechtlich bleibt, indess die Sprösslinge geschlechtlich sich entwickeln. Auch in anderen Organisationsverhältnissen bestehen zuweilen nicht unansehnliche Verschiedenheiten.

Die Form der Vermehrung durch Sprossung beschränkt sich nicht auf die Cestoden und Anneliden. Neben den Plattwürmern hat sie noch bei den rhabdocölen Turbellarien eine bedeutende Verbreitung, indem sie sowohl bei Microstomeen als bei Derostomeen beobachtet ward. (O. SCHMIDT.) In einzelnen Fällen können sogar bandwurmähnliche Individuen-Ketten entstehen, wie bei Derostomum catenula (LEYDIG. A. A. Ph. 1854.

S. 287.) Die Sprossung steht aber in diesen Fällen der Theilung sehr nahe und ist dadurch von jener bei den Cestoden etwas verschieden. Bei diesen ist der Sprössling, wenn er auch Organe des mütterlichen Organismus ohne weiteres in sich mit hinüber nimmt (Excretionsorgane), doch schon deshalb anders organisirt, weil er geschlechtlich entwickelt ist, oder doch schon die geschlechtliche Differenzirung eingeht, und damit erscheint er nicht einfach als ein Theilstück der sprossentreibenden Skolexform. Bei jenen Turbellarien dagegen erscheinen sämmtliche Individuen, das vordere ältere gleich den hintern jüngern, in vollkommen gleichem Verhalten und besitzen gleichmässig die Befähigung der geschlechtlichen Entwickelung.

Von der Sprossung der *Anneliden* ist die der Naiden am längsten bekannt, sie ist bereits von O. F. Müller beschrieben. Zuweilen bezeichnet man die hierbei sich treffende Erscheinung auch als Theilung, allein mit Unrecht, da eben doch die Neubildung eine hervorragende Stelle einnimmt. Es geht nämlich hier eine ganze Anzahl von Segmenten, die ursprünglich einem anderen Individuum angehören, in ein neues über, und die Neubildung betrifft nur den Kopf, oder vielmehr die diesen auszeichnenden Organe. Bei den Sylliden finden sich gleichfalls diese beiden Formen des Fortpflanzung vor. Man hat die eine als gemmipare, die andere als fissipare unterschieden. Die erstere, wo zwischen dem vorletzten und letzten Körpersegmente eine Sprossung stattfindet, trifft sich z. B. bei Myrianida (Milne-Edwards. Ann. Sc. nat. Sér. 3. III. S. 170.) und Antolytus (Krohn. Arch. Nat. 1852. S. 66.). Bei den meisten übrigen Sylliden erscheint die ungeschlechtliche Fortpflanzung in der fissiparen Form, wie sie von Quatrefages (Ann. sc. nat. Sér. 4. II. S. 143) beschrieben ward. Der wesentliche Unterschied beider Formen liegt darin, dass in der einen die einem künftigen Individuum zufallenden Segmente vom Mutterthiere gebildet werden, während sie in der anderen Form von bereits vom Mutterthiere differenzirten, wenn auch mit ihm im Zusammenhang stehenden Sprösslinge erzeugt werden. Ausser der angeführten Literatur ist bezüglich des Thatsächlichen noch anzuführen: Frey und Leuckart (Beiträge. S. 91.), M. Schultze (A. Nat. 1852. S. 3), A. Agassiz (Journal of Boston Soc. of N. hist. 1862. S. 392.). Complicirter erscheint der Vermehrungsprocess bei Chätogaster, wo höchst wahrscheinlich auf fissipare Weise Ketten von Individuen entstehen, die, wenn man nach Claus (Würzb. Zeitschr. 1860. S. 37) die Reihenfolge des Entstehens durch Zahlen ausdrückt, sich in folgender Weise verhalten: 1, 2, 1, 3, 2, 4, 1, 5, 3, 7, 2, 6, 4, 8. . . . . Aehnliches, dass nämlich an den Sprossen, während sie noch mit der Mutter verbunden sind, Sprösslinge entstehen, wurde für Naïs proboscidea bereits von O. F. Müller (Naturgesch. einiger Wurmarten. S. 36) angegeben.

Von anderen Anneliden liegen Beobachtungen über Filograna (Sars, Fauna litt. Norwegiae I. S. 86, O. Schmidt, Neue Beiträge) und über Protula (Huxley, New. Philos. Journal 1855, S. 113) vor. Bei der letzteren ist eine geschlechtliche Entwickelung des proliferirenden Wurms mit Bestimmtheit beobachtet, so dass dadurch auch für die Sylliden die Ungeschlechtlichkeit des Mutterthiers in Frage gestellt wird, und die alte Angabe von O. F. Müller, der zufolge Syllis prolifera geschlechtlich entwickelt Sprossen trägt, auf langem Umwege wieder neue Bedeutung empfängt. Immerhin wird bei der Sprossung in Betracht zu ziehen sein, dass sie, aus einem Wachsthumsvergange entstehend, vorzüglich in eine frühere Lebenszeit fällt, in der auch an anderen Anneliden eine geschlechtliche Ausbildung noch nicht vorhanden ist.

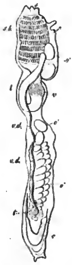
Geschlechtsorgane.

§ 94.

In der geschlechtlichen Differenzirung der Würmer begegnen uns zahlreichere Stufenfolgen als bei einer andern Abtheilung. Die niedersten Zustände bieten wieder hermaphroditische Einrichtungen, die aber nicht selten mit grossen Complicationen sich verbinden, wodurch sie weit über die viel einfacher sich verhaltenden Einrichtungen der getrenntgeschlechtlichen Würmer sich erheben.

Die einfachsten Zustände bieten die *Bryozoën* dar. Die Geschlechtsproducte entwickeln sich entweder an der Innenfläche der Körperwandung aus einfachen Zellenhaufen, welche entweder Samenelemente oder Eier aus sich hervorgehen lassen; oder sie entstehen an einem vom Darmcanale zur Innenwand des Körpers verlaufenden Strange, in der Regel am Ende desselben. (Fig. 12. *x*.) Nicht selten finden sich zwei solche Stränge, ein vorderer und hinterer, vor. Die reifen Zeugungsstoffe gerathen in die Leibeshöhle und werden von hier aus durch die erwähnte Communicationsöffnung in das umgebende Wasser entleert. Beiderlei Geschlechter scheinen in der Regel in einem Individuum vereinigt, und es sind dann nur die Keimstätten von einander getrennt. Eigentliche Organe sind für den Geschlechtsapparat somit nicht vorhanden, denn es sind nur gewisse Körperstellen, die durch die Production der Zeugungsstoffe vor anderen ausgezeichnet sind.

Fig. 64.



Die bei den *Tunicaten* verbreiteten Zwitterbildungen lassen sich zum Theil gleichfalls noch auf sehr niederer Stufe stehend erkennen. Namentlich bezüglich der Ausführwege mangeln Complicirungen und die Zeugungsstoffe werden in die Cloake entleert. Die männlichen Organe werden durch einen samenerzeugenden Blindschlauch repräsentirt, der bei Doliolum, auch bei manchen Ascidien, in dieser einfachen Form sich erhält, bei Pyrosoma in eine rosettenartig gestaltete Form übergeht, indess er bei den meisten Ascidien wie bei den Salpen in Verästelungen sich fortsetzt und damit eine Art von gelappter Drüse bildet. Auch die Ovarien besitzen eine derartige Gestalt, wenigstens bei vielen Ascidien, bei anderen werden sie nur durch eine Gruppe auf verschiedenen Ausbildungsstufen stehender Eier gebildet, deren jedes von einer Art von Kapsel umgeben wird. Bei manchen zeigen sich nur wenige solcher, schliesslich

Fig. 64. Organisation einer *Ascidie* (Amaurucium proliferum). *sb* Kiemensack. *v* Magen. *i* Darm. *c* Herz. *t* Hoden. *vd* Ausführgang des Hodens. *o* Ovarium. *o'* Eier in der Leibeshöhle. Die Pfeile bedeuten die Strömung des Wassers an den Körperöffnungen. (Nach Milne-Edwards.)

mit einem gemeinsamen Stiele verbundener Eier, und bei den Salpen ist gar nur ein einziges Ei vorhanden, dessen Stiel aber nur während früher Stadien besteht, um sich allmählich zu verkürzen. Das Verhältniss der Ausführgänge stellt sich als ein sehr mannichfaltiges dar. Den Ovarien scheinen sie meist ganz abzugehen, häufig sind sie bei den Hoden beobachtet.

* Eine Verknüpfung dieser Apparate der *Tunicaten* mit jenen anderer Würmer ist bis jetzt nicht ausführbar. Vielleicht trägt hiezu die geringe Kenntniss des Tunicatenbaues bei, der bei gründlicher vergleichender Bearbeitung eine reiche Ausbeute verspricht. Eine Duplicität der Geschlechtsorgane wird bei Ascidien (Boltenia) beobachtet. Bei andern ist keine Andeutung hiefür erkannt.

§ 95.

Der Hermaphroditismus erhält sich auch in den meisten übrigen Abtheilungen wenigstens bei den niederen Formen derselben. Von den *Plattwürmern* sind die Turbellarien, die Trematoden und Cestoden hermaphroditisch. Beiderlei Geschlechtsorgane sind in der Regel an einer gemeinsamen Ausmündung vereinigt, im übrigen getrennt von einander ins Körperparenchym eingebettet. Am einfachsten verhalten sich die Keimdrüsen (Hoden und Ovarium), die meist den wenigst voluminösen Abschnitt vorstellen. Ausführwege und damit verbundene Drüsenorgane, sowie an den ersteren vorhandene Ausbuchtungen oder taschenförmige Anhänge, die als Entwickelungsstätten der befruchteten Eier, oder als Aufbewahrungsorte des Samens fungiren, haben an der Complication der Apparate den bei weitem grössten Antheil.*

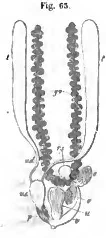
Was den männlichen Apparat betrifft, so sind die an Zahl variabeln Hoden meist undeutlich abgegrenzte Bildungsstätten des Samens. Von ihnen setzen sich enge Samenleiter zu einem gemeinsamen Ausführwege fort. Dieser besitzt meist einen erweiterten Abschnitt, die Samenblase, und zeigt sein Ende in ein hervorstreckbares oder ausstülpbares Organ umgewandelt, welches bei der Begattung als Penis dient.

Der weibliche Apparat hat seinen wichtigsten Bestandtheil im Eierstock. Man hat dieses meist sehr einfach gebaute Organ auch als »Keimstock« bezeichnet, da man in ihm nicht sowohl die Eier als vielmehr nur die Keimbläschen sich bilden dachte, während ein anderes in der Regel weit verzweigtes Drüsenorgan, der »Dotterstock« den Keimbläschen den Dotter zur Bildung des reifen Eies liefern sollte. Das Product des »Dotterstockes« hat mit der bei anderen Thieren als Dotter bezeichneten Substanz nichts gemein, indem es aus Zellen besteht, und da wesentlich das sogenannte Keimbläschen es ist, von welchem die Entwickelung des Embryo ausgeht. Diese im Verhältniss zum Ovarium voluminösen Organe bekunden eine Arbeitstheilung, der sie gewiss auch ihre Entstehung verdanken. Vielleicht sind es Theile eines ansehnlichen Ovars, das nur zum kleinsten Theile sich forterhielt, zum grössten dagegen zu jenen »Dotterstöcken« sich rückbildete. Der Ausführgang des Ovars (Eileiter) und des Dotterstocks vereinigen sich zu einem verschieden langen Canale, der je nach der Menge der sich entwickelnden

Eier, bald von ausserordentlicher Länge ist, bald ganz kurz, einfach, oder mit Aussackungen besetzt. Diese Räume werden als Uterus bezeichnet, da in ihnen das Ei nicht blos von einer Schale umschlossen wird, sondern auch in der Regel seine erste Entwickelung zum Embryo antritt. Eine besondere meist in der Form einer gestielten Blase auftretende Ausbuchtung der weiblichen Ausführwege nimmt bei der Begattung das Sperma auf (Receptaculum seminis), eine zweite jedoch nicht allgemeiner verbreitete ist mit der ersteren zuweilen verbunden; sie dient wahrscheinlich zur Aufnahme des männlichen Begattungsorganes (Bursa copulatrix).

Im Verhalten der einzelnen Theile dieses Apparates ergeben sich ausserordentlich mannichfaltige Formzustände. Der männliche Abschnitt besteht bei den rhabdocölen Turbellarien in der Regel aus zwei langgestreckten Hodenschläuchen, aus denen je ein Vas deferens hervorgeht. Bei den Trematoden sind gleichfalls nur einige meist rundliche oder gelappte Testikel (Fig. 66. *t*) vorhanden, indess sie bei den dendrocölen Turbellarien, sowie bei mehreren rhabdocölen (z. B. Macrostomum) und Cestoden durch eine oft sehr beträchtliche Anzahl kleinerer im Leibesparenchym zerstreuter Follikel repräsentirt werden, die durch lange Ausführgänge sich vereinigen. Die Ausführgänge bilden entweder ein gemeinsames Vas deferens, oder treten für sich verlaufend zu einem Endabschnitte, der in das Begattungsorgan sich fortsetzt. Der gemeinsame Ausführweg bildet zugleich die Samenblase, seltener ist diese durch Erweiterungen der einzelnen Vasa deferentia ersetzt. Das Begattungsorgan (Fig. 65. *p*. Fig. 66. *p'*) erscheint meist als ein ansehnliches, musculöses Gebilde, an welchem die Samenblase häufig wie ein ihm zugehöriger Anhang erscheint. Es liegt in einem besonderen zum Genitalporus führenden Raume (Penisscheide der Planarien, Cirrhusbeutel der Cestoden und Trematoden). Bei den Planarien münden in den Grund des Begattungsorganes, meist in einen besondern Abschnitt, die Ausführgänge von mehreren Drüsengruppen ein. Das Begattungsorgan ist in der Regel protractil, oder kann umgestülpt werden, wobei ein beim eingezogenen Organe innen sich findender Besatz von mancherlei Stacheln oder Haken an die Oberfläche zu liegen kommt. Eine solche Ausstattung des Penis kommt mit Ausnahme der Planarien den meisten Plattwürmern zu, und scheint einer innigeren Copula zu entsprechen.

Fig. 65.



Grössere Verschiedenheiten bietet der weibliche Apparat. Die Ovarien erscheinen in der Regel als 1—2 längliche, an Volum sehr unan-

Fig. 65. Geschlechtsapparat von *Vortex viridis*. *t*, *t* Hoden. *vd* Vasa deferentia. *vs* Samenblase. *p* Hervorstülpbares Begattungsorgan. *oo* Ovarien. *gv* »Dotterstöcke«. *rs* Receptaculum seminis. *v* Scheide. *u* Uterus. (Nach M. SCHULTZE.)

sehnliche Schläuche (Fig. 65, 66. *o*), in deren Grund die Bildung der Eikeime stattfindet. Wenn sie einfach vorhanden sind, setzt sich der Oviduct als ein bald kürzerer bald längerer Canal, unter Aufnahme accessorischer Theile zur Geschlechtsöffnung fort. Mehrfache vereinigen sich zu einem gemeinsamen Oviduct (Fig. 65. *v*). Am einfachsten ergeben sich diese Organe bei den Bothryocephalen, wo das Ovar continuirlich in einen Schlauch sich fortsetzt, der in demselben Maasse sich ausdehnt, als er sich von seinem Grunde her mit Eiern füllt. Bei den meisten Rhabdocölen, wie bei den Cestoden und Trematoden, bleibt der Ausführgang auch bei doppelten Ovarien einfach. Am kürzesten ist er bei den Rhabdocölen, die wie die meisten Cestoden eine besonders gebildete erweiterte Stelle als Receptaculum seminis erkennen lassen. Indem dieses Organ als einseitige Ausbuchtung des Oviductes erscheint, erhält es einen selbständigeren Charakter. Noch deutlicher tritt dieser hervor, wo es als ein gestielter Anhang bald dem Grunde des Eileiters (Fig. 65. *rs*), bald dem Verlaufe desselben (Fig. 66. *bs*) angefügt ist. Einen doppelten Eileiter besitzen die Planarien, bei welchen in der Regel nur ein ganz kurzer gemeinsamer Abschnitt, als Scheide fungirend, vorkommt. — Die mit dem Oviducte verbundenen »Dotterstöcke« werden durch zwei oder vier baumförmig verästelte oder gelappte Organe vorgestellt (Fig. 65. *gv*), welche bei den Trematoden und Planarien im Leibesparenchym vertheilt, bei den Cestoden auf einen geringen Raum beschränkt sind. Sie münden mit vereinigten Ausführgängen in den Anfangstheil des Oviductes. Besondere Abschnitte des Oviductes fungiren als **Uterus**, mit welchem Namen morphologisch sehr verschiedene Theile bezeichnet werden. Im Allgemeinen lassen sich drei verschiedene Arten solcher vom Oviducte ausgehenden Uterusbildungen unterscheiden. Einmal ist es der Eileiter selbst, der hiezu verwendet wird. Er ist dann nicht blos erweitert, sondern auch beträchtlich in die Länge gestreckt, so dass er sich als ein den Körper mehrfach durchziehender, oder gewunden verlaufender Schlauch repräsentirt. Dieses Verhalten zeigt sich bei den Trematoden (Fig. 66. *u*), ähnlich unter den Cestoden bei Bothryocephalus, Triaenophorus, Ligula. Eine zweite Form wird durch seitliche Ausbuchtungen oder taschenartige Anhänge im Verlaufe des Eileiters dargestellt; sie findet sich bei wenigen Rhabdocölen, in complicirterer Weise bei den meisten Bandwürmern. Ein vom Eileiter in der Nähe der Einmündung der Eiweissdrüsen

Fig. 66.

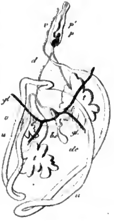


Fig. 66. Geschlechtsapparat von *Distomum globiporum*. *t, t* Hoden. *d* Ausführgänge der Hoden. *dc* Verbindung zwischen einem Hoden und den weiblichen Organen. *p* Ruthenschlauch. *p'* Ruthe. *o* Ovarium. *bs* Samentasche (receptaculum seminis). *u, u* Uterus. *v* Scheide. *gl* Ausführgänge der Dotterstöcke. (Nach v. Siebold.)

ausgehender Schlauch erstreckt sich bei den Tänien durch die Mittellinie einer geschlechtsreifen Proglottis, und bildet nach Maassgabe der in ihn gelangenden Eiermassen beiderseits reiche dendritische Verästelungen. Endlich wird eine dritte Art durch Anhänge vorgestellt, welche erst am Ende des Oviductes oder vielmehr an dem beiderlei Organen gemeinsamen Vorhof, dicht am Genitalporus, sich findet. Solches zeigen die meisten Turbellarien, und zwar finden sich bei den Rhabdocölen in der Regel zwei solcher Uterustaschen, die sich ansehnlich ausdehnen, ja sogar wieder verzweigen können, wenn sie zur Aufnahme einer grössern Anzahl von Eiern dienen. Bei den Dendrocölen besteht entweder nur ein solcher Uterus, der in den hier sehr ausgedehnten Vorhof mündet, oder er fehlt vollständig, wo dann die beiden Oviducte seine Function übernehmen (Leptoplana). Die Grösse und Zahl der gleichzeitig reifenden und ihre Umhüllung erhaltenden Eier steht überall mit dem Zustande des als Uterus fungirenden Gebildes in engem Zusammenhange.

Ein letzter Abschnitt des Eileiters differenzirt sich gleichfalls häufig zu einem besonderen als »Scheide« bezeichneten Canale, und ist in einzelnen Fällen noch mit einem als »Bursa copulatrix« fungirenden Anhange versehen.

Das Verhalten des hermaphroditischen Apparats bei der Begattung ist zum grossen Theile noch unbekannt. In dieser Beziehung können drei verschiedene Fälle bestehen. Einmal wird die Copula eine wechselseitige sein können, so dass jedes Individuum in männlicher und weiblicher Function sich verhält, dann kann zweitens die Verrichtung eine alternirende sein, indem ein Individuum immer nur als Männchen oder Weibchen fungirt, endlich kann auch Selbstbefruchtung bestehen, welcher Fall bei den Cestoden beobachtet ist. Diese kann auch auf eine mehr unmittelbare Weise stattfinden, nämlich durch Verbindung der inneren Geschlechtsorgane. Nach v. Siebold's Entdeckung besteht bei einigen Distomen von einem der Hoden aus ein Verbindungsgang zum Oviducte (Fig. 66. *dc*), oder einem dort befindlichen Receptaculum seminis (Vesicula seminalis interior) (*bs*), so dass also Sperma direct zu den zu befruchtenden Eiern gelangen kann.

Die Lage des Genitalporus ist in den einzelnen Abtheilungen der Plattwürmer verschieden. Am häufigsten münden die Geschlechtsorgane in der ventralen Medianlinie aus, bald weiter nach vorne, dicht hinter dem Mundsaugnapfe, wie bei vielen Trematoden (Distomum, Gyrodactylus u. a.), bald näher dem Hinterleibsende (Turbellarien). Unter den Cestoden ist die ventrale Lagerung gleichfalls häufig (Ligula, Bothryocephalus); in der Mehrzahl der Fälle ist der als eine flache Ausbuchtung erscheinende Genitalporus an dem Seitenrande der Proglottiden anzutreffen, und zwar kann bald der eine bald der andere Seitenrand dadurch ausgezeichnet sein. Wie diese übrigens auch bei einzelnen Trematoden (z. B. Tristomum) bestehende Assymetrie entstanden, ist nicht mit Bestimmtheit darzuthun. Doch darf immerhin eine zur Beurtheilung dieses Verhaltens wichtige Thatsache nicht unbeachtet bleiben, nämlich die, dass bei einigen Cestoden (Taenia elliptica, T. cucumerina) zwei symmetrisch gelagerte Geschlechtsapparate jeder Proglottide zukommen. Man kann daraus die Anschauung gewinnen, dass dieses ver-

einzelte Verhalten den Rest einer ursprünglich allgemeinen Einrichtung vorstellt, so dass erst allmählich der Apparat der einen Seite über den der anderen die Uebermacht gewann und zu dem gegenwärtig verbreitetsten Verhältniss, nämlich der einseitigen Entwickelung des Genitalapparates, hinführte.

Während bei den rhabdocölen Turbellarien, mit wenigen Ausnahmen, nur ein einziger Genitalporus besteht, zu welchem männliche und weibliche Organe hinführen, wird bei den dendrocölen durch die Ausbildung eines Vorhofes eine Trennung der Ausmündung angebahnt. Bei den meisten Seeplanarien ist diese Trennung vollzogen, und es besteht eine doppelte Genitalöffnung, die männliche vor der weiblichen gelagert. Die meisten Trematoden tragen die Ausmündungen der Geschlechtsorgane gleichfalls getrennt, wenn auch dicht aneinander gelagert. Eine ähnliche Erscheinung kommt bei den Cestoden vor. Schon in jenen Fällen, wo Cirrhusbeutel und Scheide in einen Genitalporus münden, ist der letztere nur eine flache Grube, welche vom Integumente wallartig umzogen wird. In anderen Fällen münden beide, wenn auch dicht neben einander, unmittelbar an der Oberfläche aus. Endlich besteht auch eine fernere Trennung, indem nur der männliche Apparat an dem Seitenrande, der weibliche dagegen auf der Fläche der Proglottis ausmündet.

Die Ausbildung von beiderlei Apparaten in einem und demselben Individuum ist zuweilen eine ungleiche, und besonders bei Rhabdocölen zeigt sich eine Scheidung der Geschlechter nach den Individuen darin, dass bei einem der weibliche, bei andern der männliche Apparat vorwiegend entwickelt, indess der andere Apparat stets rudimentär erscheint (Convoluta). Diese höchst wichtigen Fälle lassen verstehen, wie bei fortschreitender Verkümmerung des einen Organes aus hermaphroditischen Organismen getrennt geschlechtliche (diöcische) hervorgehen, indem sie zu letzteren ein Verbindungsglied vorstellen. Der hier in statu nascenti beobachtete Vorgang ist bei anderen Turbellarien vollendet. Getrennt geschlechtlich sind die Microstomeen, nach Claparède eine Planaria (Pl. dioica), endlich fehlen Beispiele auch unter den Trematoden nicht. Eine Vereinfachung des Geschlechtsapparates trifft sich für die fast durchaus getrennt geschlechtlichen *Nemertinen*. Die mannichfachen Abschnitte der Ausführwege, sowie die accessorischen Organe fehlen hier. Hoden und Eierstöcke sind die einzigen bestimmt unterschiedenen Theile. Bei Süsswassernemertinen (Prorhynchus) kommen diese Organe nur einfach in jedem Individuum vor (Fig. 38. *ov*), und erinnern dadurch an rhabdocöle Turbellarien. Die Seenemertinen dagegen besitzen sie in mehrfacher Zahl als beiderseits vom Darmcanal gelagerte Follikel, die unter sich in keinem unmittelbaren Zusammenhange stehen. Durch die regelmässige Wiederholung paariger keimbereitender Organe in der Länge des Körpers wird an die bei Anneliden bestehenden Verhältnisse erinnert.

Von den männlichen Geschlechtsorganen sind bei manchen Turbellarien die keimbereitenden Parthien (*Hoden*) derart vertheilt, dass dadurch ein ähnliches Verhalten wie bei den Cestoden gebildet wird. Solche einzelne Hodenbläschen besitzt Monocelis. Sie nehmen dabei mehr die vordern Theile des Körpers ein, indess der weibliche

Theil des Apparates nach hinten zu lagert. Diese Vertheilung besteht unter den Cestoden bei Caryophyllaeus, wo die zahlreichen Hodenbläschen den vordersten Abschnitt des hinteren Körpertheils erfullan. Die Zahl der Hodenbläschen bleibt auch bei den Cestodea häufig sehr gering, iodem sie nur von 5—3 oder auch noch weniger präsentirt werdes. (Pagenstecher, Z. Z. IX. S. 523. Stieda, Arch. Nat. 1862. S. 200.) Bei deu Trematodea bestehen in dieser Beziehung geringere Schwankungen, indem selten mehr als vier beobachtet sind. Sehr häufig zeigen sie eine lappige Bildung. Die Elemente des Samens sind bei Allen bewegliche Faden, welche zuweilen eine ansehuliche Grösse besitzen. Eigenthümlich verhalten sie sich bei Convoluta paradoxa, wo der längere dickere Thail des Fadens eine körnige Beschaffenheit besitzt. Bei derselben Turbellarie zeigt der mannliche keimbereitende Apparat ein von allen andern abweichendes Verhalten. Er wird von zahlreichen, hie und da mit blindsackartigen Aushuchtungen besetzten Canälen gebildet, welcha unter einander anostomosirend den ganzen Korper des Thieres durchziehen und in zwei lange grosse Samenbiasen ausmünden. (Claparède, Études.) Diese Einrichtung kehrt ähnlich bei Trematoden wieder. Sie ist bei Distomum hepaticum bekannt, wo die Hoden ebenfalls aus vielfach verschlungenen und ramificirten Canälen bestehen, welche über eine grosse Fläche im Körperparenchym sich ausdehnen.

Als Samenblasen fungiren bei den Planarien die Vasa deferentia, welche in gefülltem Zustande ansehnliche Schläuche vorstellen. Das mit dem Penis verbundene unpaare samenerfüllte Organ, welches einigen Planarien zukommt, dürfte aus der Vereinigung der beiden Samenleiter hervorgegangen sein. Ein ganz abweichendes Verhalten des Verlaufs der Samenleiter wurde von O. Schmidt für Leptoplana (L. Alcinoi) angegeben. Von dem zum Penis tretenden Endstücke sendet jeder Samenleiter einen Canal im weiten Bogen nach hinten, um ihn mit dem der andern Seite anastomosiren zu lassen.

Das Begattungsorgan correspondirt in seiner Länge der weiblichen Scheide. Ein Hakenbesatz ist besonders bei den Rhabdocölen ausgebildet, oft in ganz charakteristischen Formen. Besonders bei der Gattung Vortex werden die sonst einfachen, nur durch Aufreihung oder Gestalt eigenthümlichen Haken von auffallender Grösse. Sie sind hier meist so aufgereiht, dass sie bei ausgestülptem Penis bedeutend divergiren. Bei Vortex scoparius bilden sie besenförmige Büschel. Von Pianarien kommen sie nur der Pl. nigra zu. Eine Ausstattung anderer Art besitzt das Begattungsorgan von Polycelis fallax. Ein langer, neben dem Penis aus einem anscheinend drüsigen Organe hervorgehender horniger Faden, der von einem Canal durchsetzt wird, nimmt die Ausmündung eines ductus ejaculatorius auf und durchsetzt in spiraliger Krümmung den Penis, von wo aus er, wiederum in mehrfachen Biegungen zur Geschlechtsöffnung gelangt, aus der er hervortreten kann (Quatrefages.) Sehr entwickelt ist das Organ bei Trematoden und Cestoden, wo es bei manchen mehrfach gewunden im Cirrhusbeutel liegt.

Für den weiblichen Apparat der hermaphroditischen Plattwürmer ergibt sich eine bestimmte Beziehung zwischen der Ausbildung der sogenannten »Dotterstöcke« und den Keimstöcken oder Ovarien. Wo die ersteren entwickelt sind, wie bei der Mehrzahl der in Betracht genommenen Plattwürmer besitzen die Ovarien eine nur geringe Grosse, die Eier ein unbedeutendes Volum. Die Eier verlassen das Ovarium in einem unreifen Zustande, insofern sie nach ihrer Umhüllung mit dem körnigen Secreté der Dotterstöcke auf ihrem Wege durch den Eileiter, oder im sogenannten Uterus, auf Kosten jener Substanz sich noch weiter vergrossern. Das Ei hat also bei seiner Ablösung von dem Eierstock noch nicht das volle Material zur künftigen Entwickelung, und complicirt sich in dieser Beziehung erst nachher. Vom physiologischem Gesichtspuncte ist daher die Auffassung jener accessorischen Drusen als vitellogene Organe keineswegs unrichtig, wohl aber vom morphologischen

denn, wie bereits oben angedeutet, das aus dem Eierstock stammende Gebilde stellt das eigentliche Ei vor, dieses theilt sich zum Aufbau des Embryo, während die von ihm etwa noch nicht aufgebrauchte Körnermasse bei diesem Vorgange unbetheiligt bleibt und nur allmählich zur Ernährung des Embryo verwendet wird. Die *Dotterstöcke* sind immer mehrfach vorhanden, meist in symmetrischer Anordnung, zwei weit nach vorne sich erstreckende, bei den meisten Rhabdocölen. Sie stellen acinöse Gebilde vor, deren jedes einen besondern Ausführgang besitzt. Vier solche Drüsen bestehen bei Mesostomum. (M. Ehrenbergii.) Bei Macrostomum fehlen sie. Die »Dottersubstanz« ist hier keine von aussen her zum Ei hinzutretende, sondern bildet sich im Protoplasma des Eies selbst. In zahlreichen einzelnen Läppchen im Körperparenchym zerstreut, treffen wir sie bei den Planarien. Doch fehlen sie vielen Seeplanarien (Thysanozoon, Polycelis, Leptoplana), denselben, bei denen Erweiterungen der Oviducte als Uteri fungiren. Es sind dies solche Gattungen, bei denen die Eier weniger voluminös, dagegen in grösserer Menge auf einmal abgesetzt werden. Wo sie vorhanden sind, münden sie in die Eileiter aus, indess sie bei den Rhabdocölen bald in diese (Vortex, Opistomum u. a.), bald in den Vorhof münden (Mesostomum). Man hat den Versuch gemacht, die Dotterstöcke der Würmer mit den Eiweissdrüsen der Gasteropoden zu vergleichen, hat solches aber nur durch eine Namensübertragung ausgeführt. Es ist klar, dass die Function der Dotterstöcke eine ganz andere ist, als jene der Eiweissdrüsen, und ebenso sehr sind beiderlei Organe in morphologischem Sinne verschieden. Für meine oben vorgetragene Deutung der Dotterstöcke als functionell rückgebildeter Ovarien, spricht ausser der Beziehung ihres Productes zum Ei vorzugsweise die Vergleichung der Ovarien jener Turbellarien, die keine Dotterstöcke besitzen. Bei den Macrostomen liegen beide Ovarien an derselben Stelle, wo andere Turbellarien die Dotterstöcke besitzen und bieten auch die gleiche Ausdehnung dar. Dagegen erscheinen die bei anderen Turbellarien als Keimstock fungirenden Follikel als helle Blasen, die keine Eikeime enthalten (Vergl. M. Schultze, Turbell. Tab. V. Fig. 4. Macrostom. aurit.) und können sogar ganz fehlen. Vergleichen wir diese Thatsachen, so wird sehr wahrscheinlich, dass von dem ursprünglichen Ovarium nur ein kleiner, dem Endstücke benachbarter Theil fortfungirte und Eikeime entwickelte indess der übrige nur indifferentes Zellenmaterial hervorgehen liess, welches sich der in demselben Maasse wenig ausgebildeten Eizelle zufügt. Die Erscheinung entspricht somit einer Arbeitstheilung. Bei manchen Turbellarien ist diese noch nicht ganz vollzogen. Einzelne Parthien der ursprünglichen Ovarien fungiren noch als solche, und man sagt dann, dass die Keimstöcke mit den Dotterstöcken vereinigt seien. Das Gesagte gilt auch von den Dotterstöcken anderer Plattwürmer, wie wir denn dieses eigenthümliche Verhältniss einer Arbeitstheilung des primitiven Ovars auch in anderen Abtheilungen, z. B. bei Insecten, verbreitet sehen.

Bei den Trematoden sind die genannten Drüsen wie bei den Planarien im Körper verbreitet und gleichfalls in der Regel paarig vorhanden, entweder dendritisch gestaltet, oder durch regelmässige dem jederseitigen Ausführgange angereihte Läppchen vorgestellt. Sie münden von jeder Seite her in den Anfang des zum Uterus erweiterten Eileiterabschnittes. Bei Gyrodactylus fehlen sie, wie denn der gesammte weibliche Geschlechtsapparat diese Gattung durch seine Einfachheit auszeichnet. Die Eier gelangen hier durch einen ganz kurzen Eileiter in einen weiten als Uterus bezeichneten Abschnitt. Dieser ist aber nicht dasselbe Gebilde wie bei den übrigen Trematoden, sondern wird wohl als der sehr erweiterte Vorhof gedeutet werden müssen, denn hinter ihm, nämlich mit dem kurzen Oviducte, verbindet sich der Ausführgang des Hoden. Wie hiezu das weit nach vorne lagernde Begattungsorgan sich verhält, bleibt noch aufzuklären.

Die Uteruswand besitzt bei Turbellarien wie bei Trematoden und Cestoden secretorische Eigenschaften, indem sie um die von dem Secrete der Dotterstöcke umhüllten Eier

eine Schale formt. Bei den Trematoden ist der hinterste Abschnitt des Uterus mit dieser Function betraut. Einzelne zeigen diesen Theil vom übrigen bestimmter abgegrenzt und bei den Cestoden wird er als ein rundlich erweiterter Abschnitt am Ausführungsapparate unterscheidbar. Die Ausführwege der Eier aus dem Uterus haben übrigens bei den Cestoden einen Theil ihrer Function eingebüsst, indem sie nicht zur Ausleitung der reifen Eier dienen. Diese treten vielmehr unmittelbar durch Dehnung des Körpers nach aussen. Wie das ganze Leben einer Proglottis nur bis zur Reife der Eier (oder Bildung des Embryo in diesen) währt, so hat auch der Geschlechtsapparat seiner Function nur ein einziges Mal obzuliegen.

Eine **Reduction** in der Einrichtung des **hermaphroditischen Apparates**, welche als Uebergangsbildung zu den bei den Nemertinen bestehenden Einrichtungen betrachtet werden kann, ist bei einer rhabdocölen Turbellarie: Sidonia elegans (vergl. M. Schultze, Würzb. Verhandl. IV. S. 232) beobachtet. Zu beiden Seiten des Darmes liegen einzelne Follikel, von denen die vorderen als Ovarien, die hinteren als Hoden fungiren. Durch ein allmähliches Vorwiegen des einen Theils über den anderen, der zugleich weniger sich entwickelte, würde ein Uebergang zu der geschlechtlichen Trennung, und mit dem Fortschreiten dieses Verhaltens bis zur ausschliesslichen Entwickelung des einen Theils des Geschlechtsapparates, ein Vollzug jener Trennung erreicht sein. Diese Vorstellung der geschlechtlichen Trennung hat eine bestimmtere Grundlage in den bereits oben (S. 285) aufgeführten Verhältnissen des Geschlechtsapparates von Convoluta paradoxa. Die hier bestehende ungleiche Entwickelung von beiderlei in einem Individuum vorhandenen Geschlechtsorganen sieht zwar Claparède anders an, indem er sie als eine entstehende Zwitterbildung (Hermaphroditisme successif) deutet. Es würde die Erscheinung sich ähnlich verhalten wie bei den Cestoden, wo gleichfalls beiderlei Organe nicht zur selben Zeit in der Blüthe ihrer Entwickelung stehen, indem die männlichen Keimdrüsen mit dem Eintritt der Eier in den Uterus sich rückbilden. Auch mit Erscheinungen, die bei Mollusken (Cephalophoren) nachgewiesen sind, könnte jenes Verhalten in einigem Einklange stehen. Auch hier fungiren Zwitterindividuen jeweilig nur in einseitiger Geschlechtsrichtung. Beurtheilt man hienach die Verhältnisse bei Convoluta, so würde ein Individuum in verschiedenen Perioden männlich und weiblich sich entwickeln. Als eine Verschiedenheit von den vorhin erwähnten ähnlichen Fällen muss man jedoch im Auge behalten, dass bei jenen stets die Zwitterorgane bestehen, wenn sie auch beide nicht gleichzeitig fungiren. Bei Convoluta fehlt immer der Apparat des andern Geschlechts in einem Individuum gänzlich und ist nur durch die bezügliche Geschlechtsöffnung angedeutet. Daraus nehme ich Anlass, keinen sich bildenden, sondern vielmehr einen sich rückbildenden Hermaphroditismus anzunehmen, was auch Claparède für nicht unmöglich zu halten scheint. In dieselbe Reihe von Erscheinungen sind vielleicht auch die über Prostomum lineare von Mecznikow (Arch. Nat. 1865. S. 174) bekannt gemachten Thatsachen zu rechnen. Da hier stets beiderlei Organe nur in verschiedengradiger Ausbildung in Einem Individuum bestehen, so würde ein geringerer Grad von jener Rückbildung vorliegen, als er bei Convoluta gegeben ist. Zu einer definitiven Entscheidung über diese höchst wichtigen Verhältnisse bedarf es jedoch noch weiterer Untersuchungen.

Eine vollständige Trennung der Geschlechter ist unter den Trematoden bei Distomum filicolle (Kölliker, Bericht von der zootom. Anstalt. S. 55), ferner bei D. haematobium (Bilharz, Z. Z. IV. S. 59) beobachtet. Bei beiden sind Männchen und Weibchen auch im Aeussern von einander verschieden, und für die letztgenannte Art besteht die Eigenthümlichkeit, dass das männliche Individuum das weibliche mit seinem halbrinnenförmig gekrümmten Körper umschlossen hält.

In den getrennt geschlechtlichen *Microstomeen* besitzen die Organe eines jeden Geschlechts ein ähnliches Verhalten, wie bei den hermaphroditischen Turbellarien, an

welche somit ein engerer Anschluss als an die Nemertinen gegeben ist. Die Complicationen der Ausführwege fehlen in beiden Geschlechtern und bei den Männchen ist der Ausfuhrapparat nur durch einen kurzen Penis dargestellt. — Die Geschlechtsorgane der *Nemertinen* sind hinsichtlich ihrer Ausführgänge noch nicht ausreichend gekannt, und es bleibt zweifelhaft, ob besondere Mündungen vorhanden sind, oder ein Durchtritt der Geschlechtsproducte durch die Gewebe der Leibeswand stattfindet. Letztere Annahme wird von VAN BENEDEN vertreten. Gewiss ist, dass die einzelnen Follikel ihren Inhalt nicht in einen gemeinsamen Ausführgang senden, sondern für sich an der Seite des Körpers austreten lassen. Die Art und Weise, wie *Nemertinen* ihre Eier absetzen, ist ebenfalls ein Beleg für eine separate Ausmündung der Ovarialsäcke. So bildet Nemertes olivaceus um seinen Körper eine Gallerthülle, in welche das Thier die Eier auf zahlreiche Häufchen vertheilt absetzt (vergl. die schöne Abbildung von M. SCHULTZE in V. CARUS' zootomischem Atlas Taf. VIII. Fig. 14). Es erinnert dies an die gleichfalls von dem Integumente abgeschiedenen Eierhülsen der *Hirudineen* und *Scoleinen*. — Die Anordnung der Geschlechtsapparate bei *Balanoglossus* stimmt mit jenen bei Nemertinen überein. Die Organe stellen traubenförmige Drüsen vor, welche am Kiementheile des Körpers in den seitlichen Lappen liegen, und hinter diesem Abschnitte jederseits in einer Doppelreihe angeordnet sind.

§ 96.

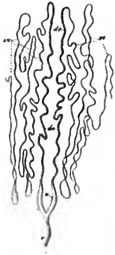
Bei den *Nematoden* ist das Vorkommen einer Zwitterbildung seltene Ausnahme, Trennung der Geschlechter ist die Regel. Beiderlei Organe bestehen aus röhrenförmigen Schläuchen, die in die Leibeshöhle eingebettet sind, und auf der Oberfläche ausmünden. Das blinde Endstück der Geschlechtsröhre fungirt als Ovarium oder Hoden, der übrige Theil als Ausleiteapparat, in den einzelnen Abschnitten verschiedenen Verrichtungen angepasst und verschieden differenzirt. Im Ganzen ist ein sehr einfacher Zustand zu erkennen, der durch das Zurücktreten accessorischer Organe (denn solche kommen nur an der Ausmündung vor) sich charakterisirt.

Die männliche Geschlechtsröhre ist ein einfacher, an der ventralen Seite des Enddarms ausmündender Schlauch, der bei den grösseren Arten mehrfache Windungen bildet. Nur durch den Epithelialbeleg unterscheidet sich das als Hoden zu deutende, meist lange Endstück von dem Ausführgang, der zuweilen eine Erweiterung besitzt. Die erweiterte Stelle wird als Samenblase von dem Endabschnitte (dem Ductus ejaculatorius) unterschieden. Zwei in dem Cloaken-Abschnitte des Enddarmes entwickelte, dünne, häufig durch Länge ausgezeichnete Chitinstäbchen (Spicula) dienen als Begattungsorgane.

Die weiblichen Geschlechtsröhren sind in der Regel doppelt vorhanden, entweder bis zur Ausmündung getrennt oder am letzten Abschnitte in ein gemeinsames Stück vereinigt. Je nach der Länge bilden die Röhren mehr oder weniger Windungen. Der Endabschnitt ist als Ovarium zu betrachten (Fig. 67. *o*), aus welchem ein gewöhnlich weiter Abschnitt (Eileiter *d. o*) in einen als Uterus (*u*) bezeichneten Canal führt, welcher durch eine enge Röhre, die Scheide, ausmündet. Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt immer ventral, vor dem After, meist nahe an der Mitte der Körperlänge. Durch eine Vermehrung der weiblichen Geschlechtsröhren bis auf fünf, aber

auch durch Rückbildung einer der beiden ursprünglich angelegten, entsteht in der Gestaltung des Apparates eine Mannichfaltigkeit, die, gleichwie bei den männlichen Organen durch verschiedengradige Differenzirung der einzelnen Abschnitte noch gehoben wird.

Fig. 67.



Von den *Gordiaceen* schliesst sich wenigstens Mermis an die übrigen Rundwürmer hinsichtlich der Geschlechtsorgane an, und bei Gordius besteht ein gleiches Verhalten beider Geschlechter, indem die Ausführgänge ihrer paarigen Keimdrüsen mit dem Enddarm sich vereinigen, wie dies bei den Nematoden nur für den männlichen Apparat der Fall ist.

Ziemlich abweichend verhalten sich die *Chätognathen* (Sagitta). Einmal ist es die bestehende Zwitterbildung, und zwar an getrennt von einander ausmündenden Organen, dann auch die Lagerung der Organe, wodurch eine Beziehung auf den Apparat der Nematoden vorläufig unmöglich ist. Männliche und weibliche Geschlechtsdrüsen liegen nämlich seitlich im Hinterende, vorne die Ovarien und hinter diesen die Hoden, mit denen der Körper des Thieres abschliesst. Die letzteren öffnen sich in einen kurzen, vorwärts gerichteten, über die Leibesoberfläche etwas verlängerten Ausführgang, der häufig mit Samenmasse prall gefüllt erscheint, und so zugleich als Samenblase fungirt. Die Ovarien springen je nach dem Entwickelungszustande ihrer Contenta verschieden stark in die Leibeshöhle des Thieres vor. Sie verlaufen von vorn nach hinten, und öffnen sich mit einer gleichfalls vorstehenden kurzen Röhre nach aussen. Ein Receptaculum seminis, neben dem Ovarium gelagert, ist mit ihm an der Ausmündung vereinigt.

Für die Geschlechtsorgane der *Gephyreen* ist das Bestehen vollkommener Trennung auf verschiedene Individuen das einzige mit Sicherheit Erkannte. Sowohl bezüglich der keimbereitenden Organe, wie auch besonders der Ausführwege erscheint es sehr schwer, eine für die ganze Abtheilung gleichartige Einrichtung anzunehmen, vielmehr dürfte für die einzelnen Gattungen wie Familien ein sehr verschiedenes Verhalten jener Organe obwalten. Im Ganzen spielen die auf der ventralen Fläche des Körpers ausmündenden paarigen Schläuche, die wir als Homologa der Schleifencanäle der Anneliden bereits oben (S. 262) berücksichtigt haben, eine wichtige Rolle. Sie sind theils als Ausführwege nachgewiesen worden, theils werden sie als Keimdrüsen angesehen, doch ist dieser Punct noch nicht in befriedigender Weise entschieden. Ob sie dem Geschlechtsapparate ganz fremd bleiben, wie das nach Krohn's Zeugniss für die Sipunculiden der Fall ist, ist durch neuere

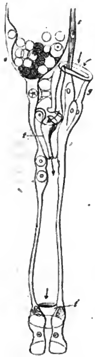
Fig. 67. Weibliche Geschlechtsorgane von *Ascaris lumbricoides*. *ov* Ovarien. *do* Eileiter. *u* Uterus. *v* Scheide.

Angaben wieder in Frage gestellt worden. Bei den Sipunculiden ist die Bildungsstätte der Eier wie auch des Samens an den Wandungen der Leibeshöhle zu suchen. Eikeime bei dem einen, Samenzellen bei dem andern Geschlechte lösen sich ab und gelangen in die Leibeshöhle, in der sie sich zu den Zeugungsstoffen weiter ausbilden. Bei Bonellia entstehen die Eier an einer longitudinalen Falte in der ventralen Medianlinie, und fallen gleichfalls in die Leibeshöhle, von wo sie durch ein besonderes Organ ausgeleitet werden. Das letztere entspricht einem der beiden obenerwähnten Schläuche, von denen also hier nur einer zur Entwickelung kommt. Der sich ausbildende Schlauch ist mit einem weiten abdominalen Ostium versehen, durch welches er die Eier aus der Leibeshöhle aufnimmt, und in seinem langgestreckten Blindsacke ansammelt, um sie durch sein äusseres Ostium zu entleeren. Er dient also als Eileiter und Uterus zugleich. Bei den Thalassemen, deren Eier sich in der Nähe des Nervenstrangs bilden, und bei Sternaspis, bestehen an derselben Stelle zwei Schläuche, die als Ovarium gedeutet worden sind, da sie Eier enthalten. Erstere Gattung hat abdominale Ostien an den Schläuchen erkennen lassen. Sie würden also anatomisch sich ähnlich verhalten wie bei Bonellia. Bei Sternaspis scheinen sie innen geschlossen zu sein, wie auch die zwei an gleicher Stelle vorhandenen Schlauchpaare von Echiurus, die man je nach den Individuen als Eierstöcke und Hoden gedeutet hat. Da aber bei den Sipunculiden an der Basis der Schläuche wimpernde trichterförmige Mündungen erkannt worden sind, so dürften sie auch hier als Ausführorgane, wenigstens mit dem untern Abschnitte fungiren. Diese Organisationsverhältnisse können mit den entsprechenden der Anneliden verglichen werden. Besonders sind es die Ausführwege, welche eine auffallende Uebereinstimmung zeigen, indem bei ihnen ein bei anderen als Excretionsorgan fungirendes Organ in Verwendung kommt. Es erscheint so eine Vorbildung des Verhaltens, welches im einzelnen vielfach modificirt, bei den Anneliden zum herrschenden geworden ist.

Weniger im Auschlusse an die Organisation anderer Würmer stellen sich die Geschlechtsorgane der *Acanthocephalen* dar; durch die bestehende Trennung der Geschlechter wird auch hier ein höher entwickelter Zustand ausgedrückt. Ein die darmlose Leibeshöhle durchziehender Strang (das Ligamentum suspensorium) trägt bei den Männchen samen-, bei den Weibchen eierbereitende Organe. Die Hoden erscheinen als zwei rundliche, über einander liegende Drüsen, von denen je ein vas deferens sich zum Hinterleibe begibt, um dort mit den Ausführgängen einer Anzahl schlauchförmiger Drüsen in das Begattungsorgan zusammen zu münden. Das letztere besteht aus einem saugnapfartigen Gebilde, in dessen Mitte ein konischer Fortsatz, der eigentliche Penis liegt. Dieser Apparat kann vorgestreckt und zurückgezogen werden. Er umfasst bei der Begattung das ähnlich gestaltete Hinterleibsende des Weibchens. Bei diesem entwickeln sich die Eier in einem mit der strangförmigen Axe (Fig. 68. *s*) verlaufenden, bald ihr ange-

lagerten, bald von ihr theilweise umschlossenen Ovarium (o). Sie lösen sich in Klumpen ab, gerathen in die Leibeshöhle und werden von hier aus durch die Mündung eines weit geöffneten glockenförmigen Organes (g) aufgenommen, welches vom Hinterleibsende aus nach innen vorspringt, und in den kurzen, durch eine enge Scheide ausmündenden Uterus führt.

Fig. 68.



Wenn wir hier noch der Geschlechtsorgane der *Onychophoren* gedenken, so geschieht es keineswegs deshalb, weil die Vergleichung mit den vorhin Abgehandelten dazu führte, denn sie stellen sich uns in vollkommen singulären Verhältnissen dar. Die männlichen Organe erscheinen als gewundene und ramificirte Schläuche, welche den Darmcanal theilweise bedecken, und zwei weitere Canäle nach vorne treten lassen. Diese gelangen zum ersten klauenlosen Fusspaar, wo sie ausmünden. Den weiblichen, mit dem männlichen in einem Individuum vereinigten Apparat bilden zwei an der Bauchfläche des Darms verlaufende Schläuche, welche am vorletzten Körpersegmente zu einer gemeinsamen Mündung vereinigt sind.

Die bei einigen *Nematoden* vorkommende Zwitterbildung ist von jener anderer Würmer dadurch verschieden, dass beiderlei Geschlechtsproducte in einer und derselben Geschlechtsröhre entstehen. Die ersten in der Geschlechtsröhre sich ablösenden Keime werden zu Spermatozoen, ganz auf dieselbe Weise, wie diese sonst in den Hodenschläuchen sich bilden. Spätere Keime entwickeln sich zu Eiern. Schneider, der dieses merkwürdige Factum entdeckt hat (Z. Z. X. S. 176), hält für wahrscheinlich, dass diese Formen (Leptodera-Arten) einem grössern Entwickelungskreise angehören, und in anderen Generationen einen getrennt geschlechtlichen Zustand besitzen. Dieses Verhalten besteht in der That bei Ascaris nigrovenosa, die im freilebenden Zustande (Rhabditisform nach Leuckart) getrennt geschlechtlich ist, indess die parasitische (in den Lungen der Frösche lebende) den Angaben Schneider's (Nematoden S. 346) zufolge Samen und Eier entwickelt. Charakteristisch ist für diese Zwitterform der weibliche Habitus, der sowohl äusserlich, wie in den Geschlechtsorganen sich so ausprägt, dass sie als weibliche Individuen heurtheilt werden könnten.

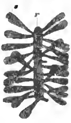
Eine Differenzirung der Ovarialschläuche in eigentlichen Eierstock und in Dotterstock, ähnlich wie bei den Plattwürmern, kommt auch bei Nematoden in einzelnen Fällen vor (Leptodera appendiculata). Der Endabschnitt des Ovars bildet den Dotter-

Fig. 68. Hinterer Abschnitt des weiblichen Geschlechtsapparats von *Echinorhynchus*. *o* Ovarium. *s* Ligamentum suspensorium. *g* Glockenförmiges Organ. *t* Trichter. *t'* Endabschnitt der Oviducte. Die Pfeile deuten den Weg der Eier an, um von der Leibeshöhle nach aussen zu gelangen. (Nach Greeff.)

stock, dessen Material zur Ernährung der weiter gegen das Ende zu sich entwickelnden Eier verwendet wird. (Claus.)

Die Formbestandtheile des Sperma entstehen bei den Nematoden wie die Eier in den äussersten Enden der Genitalröhren, und gehen in dem folgenden zum Hoden oder Ovar gerechneten Abschnitte neue Veränderungen ein. Würde man von letztern absehen, so müsste man die Bezeichnung Hoden oder Eierstock auf einen viel kleineren Abschnitt beschränken. — Die Eier bilden sich durch Sprossung aus einer gemeinschaftlichen kernhaltigen Protoplasma-Masse. Der Rest der letzteren erscheint in jenen Fällen, wo grössere Mengen von Eiern gleichzeitig sich bilden, als ein die Keimröhre durchziehender Strang (Rhachis) (Fig. 69. *r*), welcher ringsum mit den keilförmig gestalteten Eiersprossen (*o*) besetzt ist. Bei einigen Nematoden besteht eine doppelte Rhachis durch Spaltung der einfachen. Auf ähnliche Weise wie die Eier entstehen die Formelemente des Sperma. Sie sprossen gleichfalls als kernhaltige Zellen von einem Axenstrange, der nur bei den kleineren Arten einfach vorkommt. Die abgetrennten Samenzellen vermehren sich weiter durch Theilung, deren letzte Producte, ganz abweichend von den Samenelementen anderer Würmer, ja fast aller andern Thiere, zellenförmige Körperchen vorstellen. Ueber die Bildung der Geschlechtsproducte der Nematoden ist von der ausserordentlich reichen Literatur zu nennen: v. Siebold, Bagge, De Strongyli auricularis et Ascaridis acuminatae evolutione 1841), Nelson (Philos. Trans. 1852. II.), Meissner (Z. Z. VI.), Allen Thompson (Z. Z. VIII.), Schneider (Ueber Bewegungen an den Samenkörperchen der Nematoden. Berliner Monatsberichte 1856. S. 192), Claparède, De la formation et de la fécondation des oeufs chez les vers Nématodes. Genève 1859. —

Fig. 69.



Zu den eigenthümlichsten Erscheinungen unter den Nematoden gehört das Verhalten von *Sphärularia*, welches Lubbock zuerst genau dargestellt hat (Nat. hist. Review. I. IV.). Dieser in der Leibeshöhle von Bombus-Arten schmarotzende Nematod besteht anscheinend aus zwei Individuen, von denen das grössere sowohl durch Mangel von Mund und After, wie auch durch abweichende Structurverhältnisse seines Integumentes ausgezeichnet ist. Besonders auffallend muss das Fehlen der sonst bei Nematoden so entwickelten Hautmuskelschichte erscheinen. Die Geschlechtsorgane sind stets weiblich und bestehen aus einem einfachen Ovarium mit Uterus. Das hiemit zusammenhängende zweite Individuum ist stets beträchtlich kleiner, und steht, wie auch Schneider fand, mit dem grössern in organischer Verbindung. Während Lubbock die Vermuthung äussert, dass das grössere, nematodenartig gebaute Individuum das Männchen, das kleinere, abweichend organisirte dagegen das Weibchen sein möchte, ward von Schneider (Nematoden S. 322), eine andere scharfsinnige Erklärung versucht. Es wäre hiernach das grössere schlauchförmige Wesen der zur Geschlechtsöffnung des kleineren hervorgestülpte Uterus des kleinen Nematoden. Mit der Ausstülpung kämen sowohl das Ovarium, wie auch ein Theil des Darmes in den schlauchförmigen Anhang zu liegen, welcher mit diesem Inhalte weiter wachse, so dass der Nematod selbst nur einen unansehnlichen Appendix an der vergrösserten Brutsackbildung vorstelle. Durch genauere anatomische Nachweise begründet, lehrt diese Auffassung einen ganz neuen Zustand kennen, der sich dadurch charakterisirt, dass ein inneres Organ zu einer Art von Selbständigkeit sich entwickelt. —

Fig. 69. Theil des Eierstrangs von *Ascaris suilla*. *r* Rhachis. *o* Sprossende Eier. (Nach Claparède.)

Um uber die Geschiechtsorgane der *Gephyreen* zu einem bestimmten Urtheile au- gelangen, dürften neue Untersuchungen unerlässiich sein. Vor allem würden die paarigen Schiauche bei Thalassema und Sternaspis genau zu prüfen sein. Bei der erstern Gattung hat M. Müller (Observationes) nahe an ihrer Ausmündung eine feine innere Oeffnung au sehen geglaubt, ist jedoch hierin nicht sicher. Dagegen sind von Semper (Z. Z. XIV. S. 420) bestimmte innere Mündungen angegeben worden, die in eine doppelte Spirale aufgelöst sich darsteilen. Bei den Sipunculiden besitzen sie nach Semper eine Trichterform. Das Vorhandensein eines solchen innern Östiums würde die Organe dem sogenannten Uterus der Bonellia sehr nahe stellen und damit augleich ihre Verwandtschaft mit den Schleifencanälen der Annulaten sichern. Wenn auch die physiologische Bedeutung der Organe eine ganz andere sein mag als bei Bonellia, wo sie durch Lacaze-Duthiers genau ermittelt wurde, so würde durch jene innere Oeffnung unzweifelhaft werden, dass der »Uterus« von Bonellia aus einem der beiden bei Thalassema vorhandenen schlauchförmigen hervorging. Der Uterus von Bonellia documentirt sich jedoch auch ohne das Vorhandensein eines zweiten ihm gleichen Gebildes als ein nicht ursprünglich der ventraien Medianlinie angehöriges Organ, denn der Bauchstrang des Nervensystems zieht median an dem Endstücke vorüber und weist ihnen eine laterale Lage an. Auch die äussere Oeffnung des Organs liegt nicht in der Mittellinie. Welcher Seite das Organ angehört, ist mir nicht bestimmt ersichtlich. Bei der Darstellung von innen scheint es der linken anzugehören, in der Abbildung der äussern Oeffnung dagegen der rechten. Da die übrigen Gephyreen an ähnlicher Stelle zwei schlauchförmige Organe besitzen, wird die oben geäusserte Annahme, dass bei den Bonellien eines davon geschwunden sei, statthaft erscheinen. Bei Sternaspis sind die bei Thalassema von einander getrennten Organe mit einander verschmolzen. Die Verschmelzung besteht nur an einer schmalen Stelle, die sich etwa in der Mitte der Länge des gesammten Apparates findet. Sie stellen ein vierlappiges Gebilde vor, von dem zwei Ausführgänge abtreten. (Vergl. Otto, De Sternaspide etc., dann M. Müller l. c.) Die letztern ragen nach aussen eine kurze Strecke weit vor. Durch Krohn (A. A. Ph. 1842) ward die functionelle Bedeutung dieser Organe als Hoden oder als Ovarien nachgewiesen. Innere Ostien gibt keiner der Untersucher an. Nachdem solche innere Mündungen als Anhänge an der Basis bei anderen Verwandten erkannt wurden, darf ihr Vorkommen auch bei Sternaspis nicht für unwahrscheinlich gehalten werden. Vor den erwähnten Organen von Sternaspis liegt ein ähnliches Gebilde, welches am vorhergehenden Körpersegmente mit zwei Canälen ausmündet. Otto hat Spuren davon gesehen. M. Müller hat es genauer erforscht, ohne jedoch über seine Bedeutung ins Klare au kommen. Wenn wir von der Function absehen, die bei diesem Organe eine andere ist als an dem dahinter liegenden, so müssen wir es dem vorhergehenden für gleichwerthig erachten. Es müssen also hier ursprünglich zwei Schlauchpaare angenommen werden, die functionell sich verschieden entwickelten, indem das vordere die excretorische Function (siehe oben S. 262), das hintere eine geschlechtliche Verrichtung übernahm. Diese vier Schläuche werden in den vier Genitalschläuchen von Echiurus wiedererkannt werden müssen. Diese sind hier vollkommen von einander getrennt und ragen nach hinten frei in die Leibeshöhle. Goodsir und Forbes haben ihre Function als Geschlechtsorgane zuerst erkannt. (Edinb. New. philos. Journ. 1841. Fror. N. Not. No. 391.) Quatrefages bestätigte sie.

Die bei Sternaspis functionell differenten Gebilde sind also bei Echiurus in gleichartiger physiologischer Bedeutung. Fassen wir die Resultate dieser Vergleichung zusammen, so haben wir für die Gephyreen vier ventral ausmündende Schläuche aufaustellen, die übrigens sogar noch um einige Paare sich vermehren können. Bei Echiurus sind alle vier Geschlechtsorgane, bei Sternaspis nur das hintere Paar, indess das vordere wahrscheinlich als excretorischer Apparat fungirt. In Thalasssema ist nur

Ein Paar vorhanden, welches dem hintern von Sternaspis entsprechen dürfte, da in ihm wie in diesem Geschlechtsproducte gefunden sind. Bei Bonellia ist von dem einen Paare nur ein Schlauch entwickelt, der Uterus, und bei den Sipunculiden bestehen zwar beide Schläuche allein ohne ausschliessliche Beziehung zur Geschlechtsfunction, denn die nach SEMPER an der Basis vorhandenen Wimpertrichter scheinen mehr zur directen Ausleitung der Zeugungsstoffe, als zur Einfuhr derselben in die Schläuche bestimmt zu sein. Ob sie dem excretorischen Schlauche der Sternaspis oder deren Genitalschlauch morphologisch gleich zu setzen sind, kann noch nicht entschieden werden. — Bezüglich der Geschlechtsverhältnisse der Sipunculiden ist noch zu erinnern, dass GRUBE (A. A. Ph. 1837, S. 255) in den genannten Schläuchen ebenso wie in der Leibeshöhle bei Sipunculus Eier angetroffen hat. Auch PETERS (A. A. Ph. 1850, S. 283) ist der Ansicht, dass die Organe dem Geschlechtsapparate angehören und führt übrigens zugleich an, dass die Schläuche nach innen zu nicht geschlossen seien, indess KROHN (A. A. Ph. 1851. S. 368) dieser Meinung nicht zustimmen kann. (Ueber das getrennte Geschlecht der Sipunculiden siehe auch CLAPARÈDE's Beobachtungen S. 61.) —

Die Geschlechtsorgane der *Acanthocephalen* haben mit denen der Gephyreen das gemeinsame, dass die Zeugungsstoffe, nachdem sie von ihrer Bildungsstätte abgelöst, sich frei in der Leibeshöhle finden und dort noch weiter bilden. Der Ausführapparat könnte mit dem bei Bonellia für das weibliche Geschlecht bekannten Verhalten verglichen werden, wenn die Organismen in ihrem Verhalten zu einander eine Annäherung zuliessen. Es scheint mir jedenfalls sehr gewagt, ihn ohne weiteres davon abzuleiten, so sehr auch das trichterförmige abdominale Ostium zu einer Vergleichung mit dem functionell gleichen Gebilde bei Bonellia hinleitet. Nach meiner Meinung besteht vielmehr zwischen den Geschlechtsorganen der Gephyreen und der Acanthocephalen gar keine Verwandtschaft. Die merkwürdigen Ausführwege erscheinen mir viel eher als Umbildungen eines vielleicht paarig angelegten mit dem Enddarme verbundenen Excretionsapparates, in den allgemeinsten Verhältnissen jenem ähnlich, wie er in complicirter Form bei Bonellia, auch bei Echinodermen vorkommt und von den Excretionsapparaten der Plattwürmer abgeleitet wurde. Jedenfalls scheint mir vom Geschlechtsapparate her kein Grund für diese Aufstellung verwandter Verhältnisse hergenommen werden zu können.

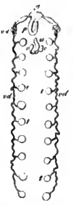
Ueber die Geschlechtsorgane der *Acanthocephalen* sind vorzüglich die Mittheilungen v. SIEBOLD's (in BURDACH's Physiologie, Bd. II. p. 197) von Wichtigkeit. Ferner G. WAGENER, Z. Z. IX. Ueber die »Glocke« s. STEIN in V. CARUS, Icones zootomicae. GREEFF, Arch. Nat. 1864. S. 361.

§ 97.

Die *Hirudineen* bieten in der Anordnung ihres Geschlechtsapparates unter allen gegliederten Würmern die nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Plattwürmern dar, und unter diesen besonders zu den Trematoden und dendrocölen Turbellarien. Dies beurkundet nicht blos die Vereinigung beider Geschlechter auf ein Individuum, sondern auch die Duplicität der meist auf beide Körperhälften symmetrisch vertheilten Keimdrüsen, sowie endlich die Ausmündung des gesammten Apparates in der ventralen Medianlinie. Indem die männliche Geschlechtsöffnung vor der weiblichen liegt, wiederholt sich das bei den Seeplanarien bestehende Verhalten, und es ergeben sich auch noch andere Anknüpfungspuncte. Für die männlichen

Organe (Fig. 70) besteht immer eine grössere Anzahl von Keimdrüsen (*t*), die als rundliche Körper zu bei den Seiten aufgereiht sind, und paarweise je einem der durch Ausstülpungen des Mitteldarms durch einen Ganglienknoten des Bauchmarks, sowie durch ein Paar Schleifencanäle charakterisirten Körperabschnitte entsprechen. Die Zahl dieser Hoden ist schwankend. An jedem führt ein Ausführgang zu einem seitlich verlaufenden Vas deferens (*vd*), welches nach vorne zu seinen Weg nehmend, vor dem ersten Hodenpaare mehrfache Windungen bildet, und dabei sein Lumen erweitert zeigt. Es wird hiedurch wiederum an die Planarien erinnert. Diesen Abschnitt (*vs*) bildet häufig ein dichtgewundener Knäuel (bei den Kieferegeln). Aus ihm setzt sich ein Endstück, mit dem der andern Seite zusammenlaufend, gegen die Geschlechtsöffnung fort. Reichliche Drüsenschläuche (*g*) vereinigen sich mit den sich unter einander verbindenden Ausführgängen, und stellen nicht selten (z. B. bei Clepsine) eine ansehnliche acinöse Masse dar, mit welcher Einrichtung wieder eine Uebereinstimmung mit Planarien gegeben ist. Als Begattungsorgane fungiren entweder die beiden Endstücke des Vas deferens, die sammt einem Theile der sie umgebenden Drüse in Gestalt einer Blase aus dem Körper hervortreten (Clepsine, Piscicola), oder es ist ein besonderes Begattungsorgan vorhanden, welches die Enden der Samenblase aufnimmt. In diesem, bei Sanguisuga, Haemopis u. a. bestehenden Falle entwickelt sich der aus der Vereinigung der beiden Samenleiter gebildete Abschnitt zu einem stark muskulösen Gebilde (*p*), dessen dünneres Ende in der Regel gegen den Anfangstheil umgebogen einen kurzen Penis vorstellt. Wie bei den Planarien und Trematoden liegt dieser in einer an der Genitalöffnung mündenden Penistasche geborgen, aus der er bei der Begattung hervorgestreckt wird.

Fig. 70.



Wenn wir unter den Plattwürmern von jenen Formen ausgehen, welche, wie Seeplanarien, keine Dotterstöcke besitzen, so zeigt auch der weibliche Apparat der Hirudineen vielfache Anschlüsse an jene Abtheilung der Würmer. Die dort im Körper vertheilten Eierstöcke haben sich in zwei bald rundliche, bald schlauchförmige oder gelappte Organe (*o*) concentrirt, die nahe der Mittellinie des Körpers, hinter dem männlichen Ausleiteorgane ihre Lage haben. Sie münden bei einigen (den Rüsselegeln) ohne complicirtes Verhalten mit kurzem Oviducte an der weiblichen Geschlechtsöffnung aus. Bei anderen (z. B. Hirudo) vereinigen sich die engen Oviducte zu einem längeren gemeinsamen Abschnitte. Der von einer Drüsenschichte in mehreren Windungen zusammengehaltene gemeinsame Eileiter erweitert sich dann in dem Endstück (*u*) der Ausführwege, welches als Scheide bezeichnet zu werden verdient. — Diese Organisation des Geschlechtsapparates gilt übrigens

Fig. 70. Geschlechtsorgane eines *Egels*. *t* Hoden. *vd* Vas deferens commune. *vs* Gewundener Theil des Samenleiters, einer Samenblase analog. *p* Penis. *g* Drüsen. *o* Ovarien. *u* Scheide.

nicht für alle Hirudineen. Bei Branchiobdella stehen schon die Keimdrüsen nicht mehr in unmittelbarem Zusammenhange mit den Ausführwegen, und letztere werden, wenigstens für den männlichen Zeugungsstoff, durch die Schleifencanäle repräsentirt. Im Wesentlichen ergeben sich also dadurch Einrichtungen, welche mit denen eines Theiles der Scoleinen im Einklange stehen.

Bei den *Scoleinen* nehmen die Organe einen Theil der vordern Segmente des Körpers ein. Meist ist es die Strecke vom 8—15ten, auf welche die einzelnen Organe sich vertheilen, eine Zwitterbildung herstellend. Wir haben zwei sehr verschiedene Typen des Geschlechtsapparats auseinanderzuhalten. Der eine findet sich bei den Terricolen ausgeprägt und hat seinen wesentlichsten Charakter in der Selbständigkeit der Ausführorgane. Der männliche Theil des Apparates der Lumbricinen wird aus zwei Hodenpaaren gebildet, welche mit weiten Säcken in Zusammenhang stehen, in denen die Elemente des Samens sich weiter entwickeln. Jedes Hodenpaar besitzt eine solche Samenblase (Fig. 71. *s' s''*), die quer über die Medianlinie sich hinwegzieht, und wieder mit seitlichen Aussackungen versehen ist. In jeder Samenblase liegen zwei trichterförmig gestaltete Organe, welche seitlich in einen Canal, den Samenleiter, sich fortsetzen. Die beiden Samenleiter jeder Seite vereinigen sich zu einem gemeinsamen nach hinten ziehenden Gange (*vd*), der einige Segmente von jenem in welchem die Hoden lagern, entfernt, jederseits gesondert an der Bauchfläche ausmündet. An demselben Segmente finden sich zwei vorstülpbare, aus Modificationen von Borstenfollikeln hervorgegangene Copulationsorgane. Vom weiblichen Theil des Geschlechtsapparates sind die Ovarien (*o*) die wenigst voluminösen Gebilde. Sie liegen hinter dem zweiten Hodenpaare, wie diese zu beiden Seiten des Bauchmarks. Hinter ihnen liegen zwei mit weiten abdominalen Ostien beginnende an eine Leibesscheidewand befestigte Eileiter (*od*), welche mit kurzem Canale an dem vor der Ausmündung der männlichen Apparate befindlichen Segmente nach aussen führen. Hiezu kommen noch mehrere

Fig. 71.

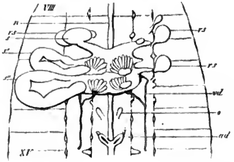


Fig. 71. Geschlechtsorgane des *Regenwurmes*. Der diese Organe enthaltende Körperabschnitt ist von oben her geöffnet und die Wände seitlich ausgebreitet dargestellt, das VIII—XVte Segment umfassend. *n* Bauchganglienkette. *s s' s''* Ausbuchtungen der Hoden. *vd* Ausführgänge derselben. *o* Eierstock. *od* Eileiter. *rs* Receptaculum seminis. (Nach Hering.)

Paare (meist zwei) von Samentaschen (Receptacula seminis) (*rs*), welche in der Nähe der Hoden liegen, und grosse rundliche Organe vorstellen, die ohne innere Beziehungen zum männlichen Apparat mit einem kurzen Gange ausmünden. — Weder die keimbereitenden Organe, noch ihre Ausführwege bieten Anknüpfungspuncte für eine durchzuführende Vergleichung mit andern Würmern. Das paarige Verhalten der Geschlechtsöffnungen, die Lagerung der weiblichen vor der männlichen, endlich die Verbindung der beiderseitigen Hoden unter einander, lassen eine Einrichtung erkennen, die unter den gegenwärtig lebenden Verwandten soviel bis jetzt bekannt, nichts Aehnliches wiederfinden lässt.

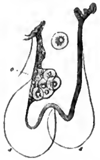
Schon bei den in so vielen anderen Puncten den Lumbricinen nahe stehenden Naidinen, wie überhaupt bei den Limicolen, bestehen andere Organisationen. Beiderlei auch hier in einem Individuum vereinigte Geschlechtsorgane entbehren der eigentlichen Ausführgänge. Man kann annehmen, dass hier der bei Lumbricinen vorhandene Apparat der Oviducte, der Samenleiter und der Samenblasen geschwunden ist, so dass nur Ovarien und Hoden und Receptacula seminis fortbestehen. Zu diesen treten jedoch andere Organe, die bei den Lumbricinen dem Geschlechtsapparate fremd bleiben, in Beziehung. Die als Schleifencanäle bekannten Excretionsorgane (vergl. S. 263) bilden die Ausführwege der Zeugungsstoffe, und gehen dieser Function entsprechende Umwandlungen ein. Während diese bei den Lumbricinen sich durch alle Segmente gleichartig verhielten, sind sie bei den Limicolen in einigen bestimmten Segmenten von denen der übrigen verschieden, und stellen Samen- oder Eileiter vor. Was die Keimdrüsen betrifft, so sind diese meist nur Stellen der Dissepimente, an denen die Entwickelung der Zeugungsstoffe sackartige Ausbuchtungen bildet, welche weit in den Raum der Leibeshöhle einragen, häufig auch durch mehrere Segmente sich hindurch erstrecken. In der Regel finden sich mehrere (bis zu 4) Hoden in verschiedenen Segmenten. Sie sind fast immer unpaar, indess Eierstöcke paarig bestehen. Meist ist nur ein Paar vorhanden. Da diese seitlich gelagerten Organe sich wie die Hoden, bei reichlicher Entwickelung ihrer Producte durch mehrere Segmente hindurchdrängen, scheinen sie die unpaaren Hoden zu umschliessen (z. B. bei Tubifex). Die Zeugungsstoffe gelangen nach ihrer Ablösung von den Keimstätten in die Leibeshöhle. Bei einigen (z. B. Enchytraeus) lösen sich Klumpen von Eikeimen ab, von welchen immer Einer sich zur Reife entfaltet, während die anderen wie ein Haufen Zellen dem Eie ansitzen.

Die Ausführwege des Samens bestehen aus den bereits erwähnten Schleifencanälen, deren in der Regel ein Paar die bezüglichen Modificationen zeigt. Auch bei Branchiobdella unter den Hirudineen besteht diese Einrichtung. Die grösste Verschiedenheit von den übrigen Schleifencanälen bildet ihr Volum. Die trichterförmige innere Mündung liegt wie die der übrigen Schleifencanäle in dem nächst vorgehenden Segmente. Sie ist immer eigenthümlich gestaltet (Fig. 59). Der aus ihr hervorgehende, durch reichliche Wimperung ausgezeichnete Canal windet sich in vielen Touren zu dem nach aussen mündenden Endstücke, welchem ein ansehnliches gelapptes Drüsenorgan eingefügt ist. Dieses ist den auch bei den excretorischen Schleifencanälen

vorhandenen Drüsen homolog. Das Endstück bildet vor seiner Ausmündung eine Ampulle, in welche es eine Strecke weit einragt. Indem es sich von hier aus umstülpt, bildet es zugleich ein Begattungsorgan. Wir treffen somit hier die Anpassung der nierenartigen Organe an die Dienste der Geschlechtsfunction bis auf secundäre Verrichtungen durchgeführt. Die Ausführwege der Eier sind entweder eigene, gleichfalls aus modificirten Schleifencanälen entstehende Oviducte, oder sie sind functionell mit den Samenleitern verbunden. In diesem Falle besteht das erweiterte Endstück der letztern aus einer Doppelröhre; die innere ist die Fortsetzung des Samenleiters, die äussere, diese umgebende, fungirt als Oviduct.

Die *Chätopoden* stehen der letzterwähnten Abtheilung der Scoleinen hinsichtlich der Geschlechtsapparate sehr nahe. Bei wenigen jedoch erhält sich die Zwitterbildung, und geschlechtliche Trennung ist mit der freieren Lebensweise Regel geworden. Die Keimstoffe entstehen an den Wandungen der Leibeshöhle oder an den Dissepimenten. In der Regel sind die als Keimstätten der Eier oder des Sperma erscheinenden Stellen einzig durch diese Producte ausgezeichnet (Fig. 72. o) und entbehren der besonderen Vorrichtungen, daher sie nur zur Zeit ihrer Function unterscheidbar sind. Sie halten bei den gleichen Gattungen oder Arten die gleiche Localität ein; so finden sie sich z. B. bei Eunice, seitlich vom Bauchmarke. Eine Beschränkung auf eine geringe Anzahl von Segmenten, wie sie noch bei den Scoleinen bestand, kommt nur in einzelnen Fällen vor. Die an der Körperwand entstandenen Geschlechtsproducte lösen sich mit ihrer Reife ab, oder werden selbst in unreifem Zustande frei und gelangen in die Leibeshöhle (Fig. 72.), wo sie in letzterem Falle sich noch weiter bilden. Als Ausführwege sowohl für männliche als weibliche Zeugungsstoffe werden auch hier die Schleifencanäle verwendet, doch sind es gerade diese Puncte, welche noch genauerer Untersuchung bedürfen.

Fig. 72.



Eine selbständige Stellung muss dem Geschlechtsapparate der *Räderthiere* eingeräumt werden. Mit dem der Chätopoden hat er nur das Gemeinsame der Vertheilung auf verschiedene Individuen, und unterscheidet sich, wie von dem Geschlechtsapparate aller Annulaten, durch das einmalige Vorkommen der bezüglichen Organe. Die Metamerenbildung des Körpers der Rotatorien äussert also keinen Einfluss auf den Genitalapparat. Die Geschlechter sind nicht blos durch die Organe der Fortpflanzung verschieden, sondern auch durch ihre übrige Organisation. Ausser durch geringere Grösse sind die Männchen durch Rückbildungen verschiedener Organsysteme aus-

Fig. 72. Ein Parapodium von *Tomopteris*. *s s* Schuppenartige Bildungen des Integuments, welche an zwei, einem ventralen und dorsalen Parapodium anderer Anneliden homologen Fortsätzen entspringen. *o* Ovarium, als ein Haufen von Zellen, von denen die Eibildung ausgeht.

gezeichnet. Meist ist der Darmcanal rudimentär, zuweilen nur durch einen bandartigen Strang dargestellt, oder auch bis auf den Schlund verkümmert. Der Hoden besteht aus einem einfachen, am Hinterleibe ausmündenden Schlauche, dem zuweilen noch accessorische Drüsenschläuche verbunden sind. Beim weiblichen Geschlechte nimmt das Ovarium, einen platten Körper vorstellend, eine ventrale Lage ein und mündet mit einem kurzen Oviducte in die Cloake. Der Oviduct zeigt erweiterte, zur Aufnahme von Eiern dienende Abschnitte, und stellt damit einen Uterus vor, in welchen bei gewissen Arten die Eier ihre Entwickelung zum Embryo antreten.

Die Zahl der Hodenfollikel ist bei den *Hirudineen* eine sehr verschiedene. 5 Paare besitzt Ichthyobdelia, Branchellion, 6 Paare Piscicola, 8 Paare Haemopis, 9 Paare Sanguisuga, 12 Paare Aulocostomum. Als eine traubige gelappte Drüse wird bei Nephelis der samenbereitende Apparat jederseits dargestellt. Als zwei einfache Schläuche sind die Hoden von Pontobdella von QUATREFAGES (Ann. sc. nat. Sér. 3. XVII. S. 334) beschrieben. Sie entsprechen genau der Stelle, welche bei den übrigen Hirudineen von dem gewundenen oder erweiterten Abschnitt des Samenleiters eingenommen wird. Fünf Hodenpaare hatte bei demselben Thiere MOQUIN-TANDON angegeben. — Der gewundene Abschnitt des Samenleiters der Hirudineen fungirt als eine Drüse. Sein Lumen ist höchst selten mit Sperma, in der Regel mit einer Flüssigkeit erfüllt. — Einen sehr complicirten Bau besitzen die Ovarien der Egel. Durch LEYDIG wurde nachgewiesen, dass bei einigen, wie Piscicola, die Eibildung in den Ovarialschläuchen auf eine einfache Weise erfolgt, indem Zellen von der Wandung her allmählich in Eier sich umwandeln. Bei andern dagegen (Clepsine, Nephelis) zeigt das Ovarium im Innern einen dünnen, häufig gewundenen Zellenstrang, der von der Ovarialwand durch eine homogene Membran abgegrenzt ist. Aus den Zellen dieses Stranges bilden sich die Eier und treiben knospenartig vorwachsend die Mitte des Stranges vor sich her. So gleicht der Binnenstrang einem Knospenstocke, ähnlich der Rhachis der Nematoden. LEUCKART fand ein solches Verhalten bei Hirudo.

Was die Uebergangsform *Branchiobdella* betrifft, so fehlen hier discrete Hoden gänzlich. Das Sperma entsteht an den Wänden des 6ten Segmentes, in welchem auch die innern Mündungen von zwei zu Samenleitern umgebildeten Schleifencanälen sich finden. Die beiden Samenleiter vereinigen sich im folgenden Segmente unter einander und münden in die Mitte eines drüsigen Schlauches ein, der in seinem Verlaufe in ein aus dem erweiterten Endabschnitte hervorstülpbares Gebilde, den Penis, sich fortsetzt. Wie der Cirrhus von Cestoden ist dieses Organ mit Häkchen besetzt, die, wenn es eingezogen, an die Innenfläche der Röhre zu liegen kommen. Abgesehen von der Uebereinstimmung der ganzen Lage des männlichen Apparates mit dem oben geschilderten Verhalten eines Theiles der Scoleinen ist das unpaare Vorkommen des Endstückes von Wichtigkeit. Es sind hier offenbar zwei Schleifencanäle eines Segmentes mit einander verschmolzen, so dass nur ihre innern Enden mit den Wimpertrichtern selbständig bleiben. Es stimmt das mit dem überein, was CLAPARÈDE von Trichodrilus und Lumbriculus mittheilt, wo eine ähnliche Verbindung zweier Schleifencanäle zu Einem gemeinsamen Ende statt hat. Eine Verschiedenheit besteht nur darin, dass im letzteren Falle die bezüglichen Schleifencanäle je zwei verschiedenen Segmenten derselben Seite angehörig sind. — Auch die weiblichen Organe von Branchiobdella sind von denen der übrigen Egel abweichend. Die Eierstöcke sind paarig im 8ten Segmente und lassen die Eier in die Leibeshöhle treten. Kurze, an demselben Segmente gelagerte Oviducte, die vielleicht gleichfalls auf Schleifencanäle zurückgeführt werden können, leiten die Eier nach aussen. Ein Receptaculum seminis im Hodensegmente vervollständigt den Apparat. (DORNER, Z. Z. XV S. 464.)

Bezüglich des Geschlechtsapparates von *Lumbricus* vergl. Hering (Z. Z. VIII.) Für jenen der Limicolen sind die Schriften von Williams (Phil. Trans. 1858) und d'Udekem, vorzüglich aber Claparède's Publicationen von Bedeutung. Der Werth der Keimdrüsen als selbständige Organe sinkt bei den *Scoleinen* durch die schwankenden Verhältnisse der Zahlen, besonders betrifft dies die Ovarien. Auch die Lagerung der Keimdrüsen ist verschieden, doch ist sie für die Ovarien am constantesten. Bei Pachydrilus liegt der Eierstock im zwölften, bei Lumbriculus, Tubifex, Limnodrilus und Trichodrilus im 11ten Segmente. Von Hoden besitzt Trichodrilus die grösste Anzahl, vier Paare vom 10ten bis 13ten Segmente. Bei den übrigen sind sie einfach. Bei Stylodrilus im 8ten, 10ten und 12ten, bei Lumbriculus im 8ten und 10ten gelagert, bei Limnodrilus im 9ten und 11ten, zuweilen auch noch im 12ten. Auch die Samentaschen (Receptacula seminis) unterliegen diesen Schwankungen. Bei Lumbricus besitzen einzelne Arten mehr als zwei Paare. Dugès, Ann. sc. nat. Sér. 1. XV. S. 284 und Sér. 2. VIII. S. 25. Wo letztere bestehen, gehören sie dem 9. und 10. Segmente an. Pachydrilus trägt sie im 4ten, Enchytraeus im 5ten, Lumbriculus und Stylodrilus im 9ten, Tubifex im 10. Segmente.

Während man früher die Zwitterbildung der Egel und Scoleinen auch bei den Chätopoden verbreitet annahm, ist vorzüglich durch die Untersuchungen von Quatrefages das getrennte Geschlecht nachgewiesen worden, die Vereinigung von beiderlei Organen auf ein Individuum gehört zu den seltenen Ausnahmen. Sie ist mit Bestimmtheit unter den Tubicolen erkannt, wo sie Leydig zuerst bei Amphiglene (Amphicora) mediterranea auffand (Z. Z. III. S. 330) und Claparède später bestimmter hervorhob. Dieser Hermaphroditismus findet sich ferner bei Protula Dysteri (Huxley, Edinb. New. philos. Journal 1865, Claparède, Beobachtungen, S. 31) und Spirorbis spirillum (Pagenstecher, Z. Z. XII. S. 486). Bei Protula bilden sich die weiblichen Zeugungsstoffe an der Hinterfläche der Dissepimente, das 13te Segment enthält Sperma, in den folgenden finden sich Eier.

Es sind aber auch Chätopoden bekannt (Aphrodite), bei denen den Keimstätten ein besonderes Gewebsstroma zukömmt, welches strangartige, zu beiden Seiten des Bauchmarkes gelegene Bildungen darstellt, und sich häufig in ein reiches, die ganze Leibeshöhle durchziehendes Netzwerk erhebt. Eier oder Samen entwickeln sich dann in bläschenförmigen Anhängen dieser Faserstränge oder in den verästelten Fortsätzen derselben, und die Eier bilden zur Zeit ihrer Reife traubenähnliche Gruppen. Stets jedoch werden Samenmassen wie Eier in das Leibescavum entleert.

Bei den getrennt-geschlechtlichen Chätopoden sind Keimstätten häufig auf einige Segmente beschränkt, so z. B. bei Polyhestrichus, wo nur in einigen der vorderen Segmente sich Sperma entwickelt. Bei den meisten sind die Geschlechter nur zur Zeit der Entwickelung des Zeugungsstoffs unterscheidbar, doch bestehen bei einigen auch äusserliche Verschiedenheiten, die theils im Verhalten der Fühler, theils in jenem der Borsten sich aussprechen. Ausser den bereits im Allgemeinen erwähnten Schriften ist für den Geschlechtsapparat der Chätopoden wichtig: Frey und Leuckart (Beiträge S. 88), Quatrefages (Ann. sc. nat. Ser. 3. XVIII. S. 176), ferner: Hering (de alciopparum partib. genital. diss. Lipsiae 1859). Letzterer fand bei den männlichen Alciopen die Erweiterung des Endes der Schleifencanäle in einer bestimmten Anzahl von Segmenten als Samenblase fungirend. Die Weibchen sind mit zwei nahe am Kopfsegmente gelagerten Samentaschen ausgestattet. — Zur Durchführung einer genauern Vergleichung des Geschlechtsapparats der Chätopoden bedarf es ausgedehnterer Untersuchungen.

Durch getrennte Geschlechter reiht sich *Myzostomum* an die Chätopoden an. Durch die Duplicität der männlichen Geschlechtsöffnungen, deren jederseits eine sich findet, wird gleichfalls an jene verwandten Beziehungen erinnert. Die Hoden sind verästelte Schläuche, die im Verlaufe mit den Verzweigungen des Darmcanals, jederseits in einen gemeinsamen etwas erweiterten Ausführgang zusammenmünden. Die morphologische Bedeutung dieser Samenleiter, ob sie selbständige, und damit von jenen der Chätopoden

abweichende, mehr denen der Lumbricinen sich anschliessende Bildungen sind, oder aus Modificationen von Schleifencanälen entstanden, diese Frage ist noch nicht beantwortet. Abweichend verhalten sich die weiblichen Organe, die Eier scheinen an zerstreuten Stellen im Körperparenchym zu entstehen. Die Oviducte vereinigen sich an einem unpaaren Abschnitte, der nach Loven selbständig, nach Semper gemeinschaftlich mit dem Enddarme, also in einer Cloake, ausmünden soll (Z. Z. IX.). Durch das letztere Verhalten wird an die Rotatorien erinnert.

Die geschlechtliche Trennung der *Räderthiere*, von Dalrymple (Philos. Transact. 1849) entdeckt, wurde von Leydig allgemein nachgewiesen und fester begründet. Später auch von Cohn und von Gosse (Ann. nat. hist. 1856. S. 337), durch welche die von Leydig entdeckte rudimentäre Organisation der Männchen bei den Gattungen Notommata und Hydatina für eine grosse Anzahl von Gattungen festgestellt wurde, so dass sie als eine allgemeine angesehen werden darf. Sie bildet eine Erscheinung, die in grösserer Verbreitung bei den Krustenthieren sich findet, und auf einer einseitigen Ausbildung des Organismus beruht, die schon in der geschlechtlichen Trennung ihren Anfang hat.

Mit der rudimentären Entwickelung der Männchen, deren individuelle Existenz offenbar nur auf eine kurze Zeit beschränkt ist, läuft noch eine andere die Fortpflanzung betreffende Erscheinung, die von Wichtigkeit ist. Sie besteht in dem Vorkommen von zweierlei Formen von Eiern. Die einen, während des Sommers zur Reife kommenden, von den Weibchen häufig mit sich herumgetragen, sind von den später gelegten verschieden. Letztere sind durch eine harte Schale ausgezeichnet, und werden als »Wintereier« bezeichnet, da sie gegen den Herbst gelegt, während jener Jahreszeit sich vorfinden. Da das Auftreten der Männchen mit der Production der Wintereier zeitlich zusammenfällt, ist es, wie Cohn erörterte, wahrscheinlich, dass nur die Wintereier befruchtet sind, während die Sommereier vom Gesichtspuncte der Parthenogenesis aus beurtheilt werden müssen. Auch darin ergeben sich Analogien mit Krustenthieren, doch scheint es mir nicht gerechtfertigt, aus der Aehnlichkeit oekologischer Erscheinungen verwandtschaftliche Beziehungen abzuleiten, sie können sie stützen, wo sie durch Uebereinstimmung der Organisation bereits begründet sind, nicht aber können sie sie begründen. Denn jene Erscheinungen können aus Anpassungen der mannichfaltigsten Art hervorgehen. Dass aber den Räderthieren und den niederen Crustaceen, — denen ich selbst erstere näher brachte, — eine nähere Gemeinsamkeit der Abstammung nicht zu Grunde liegt, geht aus einer strengeren Vergleichung der Organisation deutlich hervor.

Die Formelemente des Samens der Ringelwürmer stimmen im wesentlichen Verhalten mit einander überein. Es sind überall bewegliche, häufig mit einem verdickten Ende versehene Fäden. Bei vielen wird der Samen in besonderen Abschnitten der männlichen Ausführwege zu bestimmt geformten Massen vereinigt, zu *Spermatophoren*, welche als solche in den weiblichen Apparat — bei den Scoleinen in die Receptacula seminis — übertragen werden. Bei einem Theile der Scoleinen (Tubifex und Verwandte) sind diese Spermatophoren ohne äussere Umhüllung, und werden — analog wie bei manchen Arthropoden (Orthoptera) — aus verklebten Samenfäden dargestellt. Bereits in der ersten Auflage dieses Buches habe ich dieser Gebilde für Tubifex Erwähnung gethan. Man findet sie in den Samentaschen. Indem die beweglichen Enden der Fäden an der Oberfläche des meist langgestreckten Spermatophor vorragen, und dem ganzen Gebilde eine Ortsbewegung möglich machen, erhalten diese Spermatophoren den Anschein bewimperter Organismen, wie sie denn auch schon mehrfach als Parasiten der Receptacula seminis angesehen worden sind. — Verschieden hiervon sind die spindelförmigen Spermatophoren der Hirudineen, bei denen die Samenmasse in eine resistente homogene Hülle verpackt ist. Sie werden hier in die Scheide übertragen, oder da, wo eine solche fehlt, an die weibliche Geschlechtsöffnung befestigt. Sie sind von Fr. Müller

für Clepsine beschrieben worden. Vergl. auch LEUCKART, Parasiten I. Ferner ROBIN in Ann. sc. nat. IV. XIV. S. 1.

Aehnlich wie bei den Nemertinen stehen auch bei Ringelwürmern die Drüsen des Integuments im Dienste des Fortpflanzungsgeschäftes. Bei den Hirudineen wird durch die zur Brunstzeit sehr entwickelten Hautdrüsen ein Secret abgesondert, welches erhärtend die Kapsel für die Eier abgibt. Die »Cocons« von Hirudo, die platten Eierkapseln von Nephelis sind solche Bildungen des Hautsecretes. Bei den Scoleinen beschränkt sich diese Function auf einen Abschnitt des Integumentes, der als ein gewulsteter Gürtel (Clitellum) an Rücken- und Seitentheilen der den Geschlechtsöffnungen benachbarten Segmente sich entwickelt, und einem Theile (Nais, Chätogaster u. s. w.) zu fehlen scheint.

Vierter Abschnitt.

Echinodermen.

Allgemeine Uebersicht.

§ 98.

Eine ähnlich wie die Cölenteraten durch Ausprägung eines besonderen Typus sich enger abgrenzende, und damit selbständiger darstellende Gruppe bilden die Echinodermen. Der in einer besonderen Leibeshöhle liegende und von dieser stets abgeschlossene Darmcanal bildet einen wichtigen Unterschied von den Cölenteraten, sowie die Verkalkung der die Leibeshöhle umschliessenden Integumentschichte (Perisom) im Zusammenhalte mit der radiären Körperanlage eine gegen die höher stehenden Abtheilungen ziemlich sichere Grenzmarke abgibt. Diese Unterscheidungen der ausgebildeten Echinodermenform von anderen Typen ist in den Larvenzuständen noch nicht vorhanden, daher von diesen aus auch mit anderen Typen verwandtschaftliche Beziehungen zu erkennen sind.

Die strahlige Körperform bietet durch verschiedenartige Ausbildung der einzelnen Axen und der auf sie treffenden Körpertheile zahlreiche Eigenthümlichkeiten, durch welche der reguläre Radiärtypus verloren geht und andere Grundformen am Körper sich ausprägen. Wie der actinoide Typus der Echinodermen die Veranlassung abgab, sie mit den Cölenteraten zu einem grossen Kreise, jenem der Radiaten oder Strahlthiere, zusammenzufassen, so

war die Verschiedenheit der Organisation beider Classen seit langem Anlass zu einer kritischen Prüfung der Ansprüche jener Classen auf Vereinigung, und hat auch meist zu einer schärfere Scheidung fordernden Auffassung geführt. Diese sprach sich in der Erkenntniss der Verwandtschaft mit den Würmern, besonders mit Anneliden und Gephyreen, aus. Sowohl die innere Organisation der Echinodermen, als auch die äussere in der Metamerenbildung sich kundgebende hat diese Vorstellungen fester begründet. Daraus entwickelte sich endlich die durch Häckel aufgestellte Hypothese; der zufolge die Echinodermen Colonien oder Stöcke von wurmartigen Organismen vorstellen. In der Larvenform der Echinodermen, die hier den Ausgangspunct abgeben muss, zeigt sich eine völlige Uebereinstimmung mit den Larven von Würmern. Wie bei manchen der letzteren legt sich auch hier im Innern des Larvenleibes ein neuer Organismus an. Dieser zeigt durch Knospung, dass aus der Anlage eine Mehrzahl von Individuen sich zu differenziren beginnt, und damit tritt die Erscheinung in eine bereits genauer gekannte Reihe ein. Die einzelnen Knospen sondern sich allmählich bis zu einem gewissen Grade von einander, um jedoch niemals völlig sich zu trennen, so dass ihnen eine Anzahl von Organen, oder einzelne Abschnitte von Organsystemen gemeinschaftlich bleiben. Die knospenden, zu einem einzigen Organismus verbunden bleibenden Individuen verlieren dadurch ihre Selbständigkeit und sinken zur Bedeutung von Antimeren herab.

So bildet sich durch eine eigenthümliche Ontogenese ein besonderer Thierstamm, der, weil er die Würmer voraussetzt, da er sich von ihnen ableitet, über diese geordnet werden muss.

Von dem durch die vorgeführte Hypothese gekennzeichneten Standpuncte lässt sich nicht nur die Entwickelungsweise und manches dabei sich findende Eigenthümliche aufklären, sondern es werden auch die Beziehungen der einzelnen Abtheilungen zu einander verständlich. In den letzteren stellen sich zum Theile divergente, zum Theile aus einander ableitbare Gruppen vor, die wir als Classen bezeichnen wollen.

Die erste davon bilden die *Asteroiden*, Seesterne, die sich nicht blos geologisch als die älteste Abtheilung der Echinodermen erwies, sondern auch in ihrer Organisation die von dem ursprünglichen Zustande am wenigsten veränderten Verhältnisse erkennen lässt. Die als Arme der Seesterne bezeichneten Antimeren besitzen hier noch die relativ grösste Selbständigkeit, die sich unter vielem Anderen auch in der Gliederung oder Metamerenbildung erhalten hat. Auch das Schwankende des Zahlenverhältnisses der Arme entspricht dem niederen Zustande. Ausser den ächten Seesternen (Asteriden) gehören dieser Classe noch einige andere Ordnungen an. Eine davon, nur durch die Gattung *Brisinga* bekannt, zeichnet sich durch die Sonderung der Arme von dem gemeinsamen Körper aus, und vermittelt dadurch den Uebergang zu den *Ophiuriden* oder Schlangensternen, bei denen der Gegensatz von Körper und Armen noch schärfer sich ausprägt. Die Arme, die schon bei Brisinga den ihnen zukommenden Abschnitt des Verdauungsapparates verloren, haben bei den Ophiuren noch andere Theile aufgegeben. Diese Erscheinung, die man als eine höhere Entwickelung des ursprünglich den Armen gemeinsamen Körperabschnittes

auf Kosten der letzteren ansehen muss, tritt in noch höhere Entfaltung bei den *Euryaliden*, bei denen durch Ramificationen der Arme eine noch grössere Entfernung vom primitiven Zustande ausgedrückt wird.

Von dem zu den Asteriden führenden Stamme haben sich sehr frühzeitig die *Crinoiden* abgezweigt, die in früheren Perioden von grosser Verbreitung und in mannichfaltigen Formzuständen sich fanden, gegenwärtig aber nur durch wenige Arten vertreten sind.

Ebenfalls von den Asteriden, oder doch diesen verwandten Formen, müssen die *Echiniden* abgeleitet werden, bei denen sich eine grössere Centralisirung des bei den Asteriden noch mehrtheiligen Organismus geltend macht. Mit Beziehung auf die Arme tritt die entgegengesetzte Erscheinung auf. Während ihnen bei den Asteriden (und noch mehr bei den Crinoiden) die Betheiligung an der Herstellung eines einheitlichen Körpers mehr und mehr entzogen ward, so dass sie schliesslich zu blossen Anhängen des Körpers herabsanken, so werden bei den Echiniden die Arme selbst vollständig zum Körper verwendet, und sind in demselben gänzlich aufgegangen. Daher ist bei den meisten die Beweglichkeit der den Metameren angehörigen Plattenstücke verloren gegangen, und es hat sich aus dem Complexe jener verkalkten Integumenttheile eine »Schale« gebildet. Die ursprünglicheren Formen werden durch die regelmässigen Seeigel (Echiniden) vorgestellt. Als Abzweigungen davon erscheinen die *Cassiduliden*, *Spatangiden* und *Clypeastriden*, bei denen die regelmässige Strahlenform in andere übergegangen ist.

Die vierte Classe, *Holothurioiden*, besitzt mit der vorigen so viel Gemeinsames, dass wir sie mit den Echiniden von derselben Stammform ableiten müssen. Wie bei den Echiniden ist die ursprüngliche Antimerenzahl nicht mehr durch Arme, sondern nur durch die aus den Armen in die Körperwand übergegangenen Theile ausgedrückt. Aber die Verkalkung der Haut ist zurückgetreten, und bildet selten Platten und Tafeln mehr, die als Theile eines Hautskeletes gelten könnten. Bei den ächten *Holothurien* besteht noch das über das Integument sich hinaus erstreckende Ambulacralsystem, welches bei den *Synapten* verschwunden ist. Indem damit zugleich ein guter Theil des Charakters der Echinodermen aufgegeben wird, entfernen sich die Synapten am weitesten von dem Urstamm der Echinodermen, und machen begreiflich, weshalb man sie den Würmern für näher verwandt hielt, als sie wirklich sein können.

Für das Verständniss der oben aufgeführten und vertretenen Hypothese Häckel's ist die Beurtheilung der Larvenformen der Echinodermen von grösster Wichtigkeit. Diese Larvenform stimmt bei den meisten Echinodermen überein. Sie ist die eudipleure, wie sie im Typus der Würmer verbreitet vorkommt. Die ganz ausserordentliche Verschiedenheit der Larvenform von dem Typus des ausgebildeten Echinoderms lässt bereits vermuthen, dass die actinote Gestalt des letzteren nicht durch eine blosse Umwandlung der ersteren zu Stande kommt. Da die Entstehung der Anlage des Echinoderms zwar aus dem Material der Larve geschieht, aber nicht das Ganze derselben verbraucht, so dass in den meisten Fällen ein grosser Theil des Larvenkörpers selbst nach Entstehung des Echinoderms übrig bleibt, so hat man die ganze Erscheinung nicht als einfache Metamorphose, sondern als Generationswechsel aufzufassen versucht.

Die Beziehungen des Echinoderms zu der Larve in der es entsteht, sind sehr verschieden. Bei den Asteriden wird die Larve (Bipinnaria) am wenigsten durch den in ihr stattfindenden Sprossungsprocess verändert, und in einzelnen Fällen sogar so wenig, dass es zweifelhaft ist, ob eine Larve nicht mehrfache Generationen von Seesternen erzeugen kann. Bei Ophiuren und Seeigeln wird zwar nicht der ganze Larvenkörper übergenommen, aber es bleibt doch kein selbständig fortexistirender Theil mehr übrig. Endlich geht bei den Crinoiden und Holothurien der ganze Körper der Larve in das Echinoderm über, so dass hier nur bedingter Weise von einer Sprossung innerhalb der Larve die Rede sein kann. Die Erscheinung ändert sich also in der Art, dass sie in den vom Urtypus sich am weitesten entfernenden Formen allmählich zur Metamorphose übergeht. Der letztere Zustand ist also der secundäre, der primäre wird die Metagenese (der Generationswechsel) sein. Da nun durch die Kenntniss einer Erscheinung als Metagenese für die Erklärung derselben nichts gewonnen ist, werden wir nach dem Zustandekommen des Generationswechsels selbst näher forschen müssen. Die Anlage bildet sich in der Echinodermenlarve in der Nähe des Magens, und wird aus einer scheibenförmigen Masse (vergl. Fig. 73 unter *A*) vorgestellt. Diese umwächst allmählich den Mitteldarm der Larve, und beginnt auch andere Organe aufzunehmen. Von der Peripherie der Anlage beginnen nun allmählich einzelne Theile, entweder Stacheln oder Ambulacralgebilde (letztere in Gestalt von Blinddärmchen) sich zu differenziren (Fig. 74. *A*), wodurch bei den Seesternen und Ophiuren die Attribute eines Metamer entstehen. Zwischen diesem, die Spitze des künftigen Armes einnehmenden Stücke und dem gemeinsamen Blastem, entstehen allmählich neue Metameren auf dieselbe Weise, wie wir sie bei Anneliden sich bilden sehen. Der fernere Verlauf dieses Knospungsprocesses geht beständig von der die indifferente Anlage repräsentirenden Stelle vor sich, die dann später dem die Arme unter sich verbindenden gemeinsamen Körper entspricht. Bemerkenswerth ist, dass die Zahl der sprossenden Arme bei den Seesternen keineswegs feststeht. Sie ist erstlich in der ganzen Abtheilung verschieden, bei den einen auf fünf, bei den andern höher sich belaufend, dann aber variirt sie selbst bei Individuen, und zwar in sehr verschiedener Weise. Dass wir bei der Bedeutung der Arme als Antimeren des Echinoderms in jener Variation nichts »Typisches«, sondern das gerade Gegentheil des »Eingeprägten« zu erkennen haben,

Fig. 73.

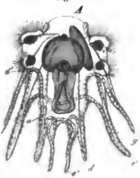


Fig. 74.

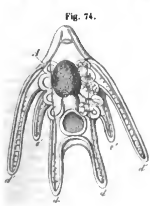


Fig. 73. Larve eines *Echinus*. *A* Anlage des künftigen Seeigels. *a* Mund der Larve. *d d' e' g* Fortsätze des Larvengerüstes.

Fig. 74. Larve einer *Ophiure* (Pluteusform). *A* Anlage des Echinoderms mit knospenden Armen. *d d' e'* Fortsätze des Larvengerüstes. (Nach J. Müller.)

dürfte somit zweifellos sein. Die Erscheinung der Antimerenzahl schwankt noch. Solches hat zwar auch bei Cölenteraten in den niederen Formen einzelner Abtheilungen statt, und es könnte leicht hierauf bezogen werden. Allein die Verbindung dieser Variation mit Entstehung durch einen Sprossungsprocess macht wahrscheinlich, dass den Antimeren Selbständigkeit zukomme.

Diese Entwickelungsweise trifft sich jedoch nicht für alle Echinodermen. Eine Anzahl von Seesternen entbehrt jener äusserlich sehr hoch entwickelten Larvenform, und die gesammte viel einfacher gebaute Larve wandelt sich ins Echinoderm um. Es kommt nicht zur Ausbildung von Larvenapparaten, die nur für diesen Zustand Bedeutung hätten. Die Forschungen von Sars (Arch. Nat. X. und Fauna lit. Norwegiae I.), Desor (Proceed. Bost. Soc. 1848), Danielsen und Koren (Fauna lit. Norwegiae II.) haben für Seesterne dieses Verhalten aufgedeckt. Für Ophiuren wissen wir es durch Krohn (A. A. Ph. 1851) und M. Schultze (A. A. Ph. 1852). Auch Holothurien zeigen diese Erscheinung nach Danielsen und Koren (op. cit.). Mit dem fehlenden Larvenapparate fehlt auch die freie Lebensweise der Larve, oder es ist das Schwärmestadium verkürzt und ein Theil jener Asteroiden (nämlich einige Ophiuren) entwickelt sich sogar innerhalb des mütterlichen Organismus. Die beiden scheinbar extremen Entwickelungsarten nahe verwandter Thiere werden zunächst dadurch unter einander verknüpft, dass nicht bei allen die ohne ausgebildete Larvenform sich entwickelnden Larvenapparate gänzlich fehlen. Bei den lebendig gebährenden Ophiuren finden sich Reste eines Larvenkörpers, Theile des Kalkskelets der Larve. Dadurch wird angezeigt, dass eine Verbindung mit den aus vollkommenen Larven sich Entwickelnden besteht, und es ergeben sich die des letzteren Zustandes entbehrenden Formen als solche, deren Larvenform eine Rückbildung, vom theilweisen bis zum völligen Schwinden des Larvenapparates erlitten hat. Es können also nicht zweierlei verschiedene Entwickelungsverläufe als für die Echinodermen typisch angenommen werden, denn auch der ohne ausgebildete Larvenform ist ganz zweifellos aus einem mit ausgebildeter Larve entstanden, und stellt den im ersten Falle complicirteren Entwickelungsgang, durch Zusammenziehung in einer einfacheren Weise dar. Dass diese Eigenthümlichkeit durch eine Anpassung an von aussen her gegebene Verhältnisse entstand, ist leicht zu begreifen; sie entspricht dem längeren Aufenthalte des Eies im mütterlichen Organismus, wie sie dann auch fast nur lebendiggebärende Formen betrifft.

Bezüglich der Uebereinstimmung der Echinodermenlarven mit den Larven von Würmern wird das Wichtigste noch dargelegt werden. Finden wir nun die Organisation jedes einzelnen Seestern-Armes derart, dass sie als einem Individuum entsprechend angesehen werden kann, so kann man sich den Process zur Ablösung fortgesetzt vorstellen, und erhält dann eine Anzahl discreter Individuen. Eine derartige Erscheinung muss der Entstehung der Echinodermen vorausgegangen sein, und die letztere ist nur das Product eines nicht vollständigen Vollzugs jener Erscheinung. Anstatt einer Mehrzahl selbständiger Individuen, geht aus dem nicht vollständig sich abschliessenden Knospungsprocesse nur ein Thierstock hervor, den wir als Individuum betrachten, und der bei fortschreitender Centralisation allerdings allmählich auf eine niedere Individualitätsstufe herabsinkt. Für den Vorgang lässt sich speciell unter den Würmern ein Analogon finden. Bei Nemertinen (auch bei manchen Plattwürmern) entsteht innerhalb der Larve die Anlage für ein neues Individuum oder auch von zweien, wobei die Larvenhülle nur eine provisorische Bedeutung besitzt. Der Larvenkörper kann sich sogar nach bestimmter Richtung differenziren, z. B. bei Pilidium, ohne dass die in ihm entstehende Nemertine (Alardus) daran directen Theil nähme. Mehr noch der Analogie bietet die Tunicatenentwickelung. Am Körper einer Larve kann durch Sprossung ein zweiter selbständig werdender Körper entstehen — wie ich für Didemnum nachgewiesen habe —, oder es sondert sich der Larvenkörper gleichartig in eine grössere Anzahl von Individuen, wie von

den zusammengesetzten Ascidien bekannt ist (s. oben S. 269, ferner Fig. 60). Diese Sprossen gehen aber hier nicht in selbständige Ascidien über, vielmehr bleiben sie auf einer bestimmten Stufe der Differenzirung unter einander in stetem Zusammenhange und theilen sich in eine gemeinsame Auswurfsöffnung oder Cloake. In letzterm Verhalten besteht ein Gegensatz zu den Echinodermen, indem bei diesen die Aufnahmsöffnung der gemeinsame Theil ist. Indem wir an dieser Analogie festhalten, betrachten wir den Echinodermenleib nicht aus Verwachsung getrennter, sondern aus unvollständiger Trennung aus einer und derselben Anlage hervorgehender wurmartiger Organismen zu Stande gekommen. Die Analogie würde sich auch auf den für die Beurtheilung beider Fälle bestehenden Maasstab ausdehnen, wenn entweder einfachere Ascidien uns unbekannt, oder jene Wurmorganismen die bei der Entstehung der Echinodermen concurrirten uns bekannt wären. Als solchen Organismen nahe stehend, dürften die aus dem Silur erhaltenen Reste kolossaler Ringelwürmer gelten, die GEINITZ beschrieben hat (N. Act. L. C. XXXIII). Auf jeden Fall liegt in der Erscheinung der Echinodermenentwickelung ein Vorgang vor, bei dem die zu ihm hinführenden Wege nicht unmittelbar nachweisbar, allein aus den aufgeführten Thatsachen zu erschliessen sind.

Literatur: TIEDEMANN, Anatomie der Röhrenholothurie, des pomeranzenfarbigen Seesternes und Steinseeigels. Landshut 1816. — AGASSIZ, Monographie d'Echinodermes vivans et fossiles. Neufschâtel 1838—42. Davon vorzüglich die letzte Lieferung: »VALENTIN, l'Anatomie du genre Echinus« enthaltend. — SHARPEY, Art. Echinodermata in TODD Cyclopaedia II. — FORBES, ED., a history of british Starfishes. London 1841. — J. MÜLLER und TROSCHEL, System der Asteriden. Braunschweig 1842. — QUATREFAGES, Anatomie der Synapta Duvernaea. Ann. sc. nat. II. XVIII. — J. MÜLLER, Ueber den Bau des Pentacrinus caput medusae. A. B. 1843. — J. MÜLLER, Anatomische Studien über die Echinodermen. A. A. Ph. 1850. — Derselbe, Die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Berlin 1852. — Derselbe, Ueber den Bau der Echinodermen. A. B. 1853. — BAUR, Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata. N. A. L. C. XXXI. — SARS, Oversigt of Norges Echinodermer. Christiania 1861. — W. THOMSON, On the embryogeny of Antedon rosaceus Phil. Trans. 1865 II. — CARPENTER, Researches on structure etc. of Antedon rosaceus. Phil. Transact. 1866. — SARS, Mémoire pour servir à la connaissance des Crinoides vivants. Christiania 1868.

Von gleich grosser Bedeutung sind die Schriften über Entwickelung der Echinodermen. J. MÜLLER, Sieben Abhandlungen über die Larven und Metamorphosen der Echinodermen in den Abhandlungen der Berliner Academie. 1848—55. — AGASSIZ, Embryology of the Starfish. Contrib. to the nat. hist. of U. S. V. Cambridge 1864.

Integument und Hautskelet.

§ 99.

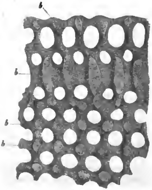
Bei den Echinodermen erscheint wieder derselbe Hautmuskelschlauch, wie bei den Würmern, allein es ist eine bedeutende Differenzirung vor sich gegangen, indem das Integument von der Muskulatur schärfer gesondert ist. Letztere bildet eine innere, die Leibeshöhle begrenzende Schichte, der das Integument aussen aufgelagert ist. Dieses wird durch einen besondern Zustand ausgezeichnet, indem bei Allen die Beweglichkeit des Körpers durch Einlagerung von Kalk in die als »Perisom« unterschiedene Integumentschichte mehr oder minder beeinträchtigt wird. Diese Erschei-

nung tritt bereits selbständig in der Larve auf, erreicht aber hier nie solchen Umfang, dass die freie Bewegung gehindert wäre. Durch das Kalkgerüste der Larve wird vielmehr einer reichen Entfaltung von Fortsätzen eine Stütze geboten. Auf diesen Fortsätzen ziehen sich saumartig wimpernde Wülste hin, welche, in verschieden complicirter Anordnung, den locomotorischen Apparat der Larve vorstellen (s. Fig. 73). Der Vertheilung der Cilien auf die leistenförmigen Vorsprünge der sogenannten Wimperschnüre geht eine allgemeine Bewimperung des Körpers voraus, die auf den indifferentesten Zustand der Larve beschränkt ist.

Der Grad, in welchem die Verkalkung zu Stande kommt, ist ein sehr verschiedener. Bald sind die Kalktheilchen in grösseren Abschnitten unter einander vereinigt, und stellen entweder beweglich oder fest mit einander verbundene Platten vor, ein Verhalten, welches theils über den ganzen Körper verbreitet, theils auch nur auf bestimmte Strecken der Körperoberfläche beschränkt sein kann. Bald erscheinen die Kalktheilchen wieder zerstreut und gestalten mannichfache Formveränderungen des Körpers. In diesem Falle geht auch das Uebrige des Echinodermencharakters verloren, so dass das Schwinden der Hautverkalkung ein Auslaufen des Typus bezeichnet, und die ganze Erscheinung der mangelhaften Kalkablagerung nicht als ein Anfangszustand des Echinodermentypus, sondern als dessen Ende sich herausstellt.

Durch die Verkalkung wird das Integument zugleich Stützorgan des Körpers, es stellt ein Hautskelet vor, welches in manchen Fällen auch Fortsätze ins Innere des Körpers absendet. Durch letztere entstehen verkalkte Bildungen selbständig vom Perisom, die als innere Skelete sich mit dem äusseren combiniren. Die Verkalkung ergreift nie die ganze Dicke des Perisoms. Immer bleiben die verkalkten Theile sowohl innerlich, als vorzüglich auch an der Oberfläche mit einer dünnen, weichen Hautschichte überzogen. An vielen Stellen des weichen Körperüberzugs findet sich ein Wimperepithel. Die weiche Schichte löst sich jedoch an einzelnen Theilen frühzeitig ab, so dass die verkalkten Parthien zu Tage kommen, wie dies z. B. an den stachelförmigen Gebilden, sowie an anderen Vorsprüngen des Kalkskelets regelmässig geschieht.

Fig. 75.



Die Ablagerung des Kalks in die Integumentschichte findet immer in regelmässiger Form statt. Es entstehen zierliche gitter- oder netzförmige Structuren (vergl. Fig. 75), in deren

Fig. 75. Ansicht des Kalknetzes aus einer Platte des Hautskeletes eines Seeigels (*Cidaris*). *b* Durchschnitte senkrecht auf das horizontale Netz gerichteter Balken. (Mässig starke Vergrösserung.)

Zwischenräumen organische Substanz sich forterhält. Auch die solidesten Skeletstücke werden so von Weichgebilden durchzogen, die, wie es scheint, ein feines Canalsystem einschliessen. Auch da, wo die Bildung des Kalkskelets nur durch vereinzelte mikroskopische Einlagerungen repräsentirt wird, erscheinen diese meist in bestimmter Gestalt, charakteristisch für Gattungen und Arten. — Ein meist aus einem Gerüste zierlich zusammengefügter zuweilen gitterförmig durchbrochener Stäbe gebildeter Stützapparat zeichnet auch die Larven einzelner Classen der Echinodermen, nämlich der Echinoiden und Ophiuren aus, sowie auch bei den Larven der Holothurien noch Kalkgebilde als Rädchen u. dergl. vorkommen. In dem Vorhandensein eines Kalkskelets bei den Larven ist zwar das beim Echinoderm sich ausprägende Verhalten im Allgemeinen gegeben, allein dabei ist nicht zu übersehen, dass jenes Larvenskelet der Form der Larve entspricht und nicht jener des Echinoderms. Es ist deshalb nicht als Anlage des Hautskelets des Echinoderms anzusehen, sondern als ausschliesslich der Larve angehörig, wie denn auch meist kein Theil von ihm in die Echinodermanlage übergeht.

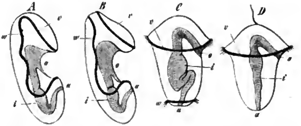
Da bei den ausgebildeten Echinodermen Verkalkungen auch an inneren mit dem Integumente in gar keiner Verbindung stehenden Organen vorkommen, so liegt dem ganzen Verhältniss der Verkalkung eine den Gesammtorganismus ergreifende Erscheinung zu Grunde. Ausser den zum Wassergefässsystem gehörigen Verkalkungen der zuleitenden Röhren, sind auch an vielen andern Organen Einlagerungen von Theilen eines Kalknetzes oder von Kalkstäbchen u. s. w. bekannt. Bei Holothurien in den Wänden der Geschlechtsdrüsen, in den baumförmigen Athemorganen.

Die Differenzirung des Integuments ist auch bei den Echinodermen die erste Erscheinung, die beim Aufbau des Körpers aus dem indifferenten Zellenmateriale bemerkbar wird. Dieses primitive Perisom, wie es genannt werden kann, da es nicht blos das eigentliche Integument hervorgehen lässt, stellt zugleich die Anlage für die wichtigsten inneren Organe her, die von ihm aus mittelbar oder unmittelbar ihre Entstehung nehmen. Dieses Verhalten verweist mit der allgemeinen Bewimperung des Körpers auf niedere Zustände, und darin vor allem auf Verbindungen mit Würmern. Dass auch bei den Infusorien das Perisom von dem Innern des Leibes bleibend verschieden ist, darf gleichfalls hier nicht übersehen werden. Nach den Beobachtungen von Hensen (Arch. Nat. 1863) über die Entwickelung einer Seesternlarve (Brachiolaria), besteht der innere Theil des Körpers sogar aus einer homogenen, wohl dem indifferenten Protoplasma vergleichbaren Substanz, während die zu Zellen geformten Elementartheile die äussere Umhüllung bilden. Durch einen von dieser Perisomschichte ausgehenden Wucherungsprocess gerathen nach und nach Zellen in den centralen Theil, der damit erst eine histiologische Organisation gewinnt. Eine Auflösung der centralen Zellen nach geschehener Dottertheilung in eine mehr gleichartige Substanz beschreibt auch W. Thomson bei Antedon (l. c. S. 520).

Von den Sonderungsvorgängen am primitiven Perisom ist die ungleichmässige Vertheilung der Wimperhaare der bemerkenswertheste Vorgang. Die Cilien schwinden auf einem grossen Theile der Oberfläche, und es bleibt nur eine wimpernde Leiste bestehen, die schärfer sich hervorhebend, an der noch einfach ovalen oder elliptischen Larve ein die Mundöffnung tragendes Feld umzieht. In dieser Form stimmen die Larven der Echiniden, Ophiuren und Holothurien vollkommen mit einander überein. Nur die Seesternlarven (Fig. 76. *B*) zeigen in dem Verlaufe der Wimperschnur eine Abweichung, da hier ausser dem Mundfelde noch ein zweites über dem

Munde befindliches kleineres von einer besondern Wimperschnur umsäumt wird. Diese Differenz der als Bipinnaria und Brachiolaria bezeichneten Seesternlarvenformen ist jedoch nur untergeordnet, denn es lässt sich jenes zweite kleinere Wimperfeld als durch Abschnürung von dem von der primitiven Wimperschnur umsäumten Felde entstanden darthun, wofür das Verhalten der Auricularien — Larven von Holothurien — bereits eine vermittelnde Stufe abgibt (vergl. Fig. 76. *B*). Diese die Echinodermen noch inniger

Fig. 76.



als die später auftretende Organisation vereinigende Larvenform, an der die mund- und aftertragenden Flächen durch eine Wimperschnur von einander abgegrenzt sind, bietet enge Anschlüsse an die Larvenzustände von Würmern. Auch einzelne Stadien späterer Umwandlungen — bei den Larven von Holothurien — zeigen solche Beziehungen.

Eine Veränderung der Anordnung der Wimperschnur wird durch Fortsatzbildungen hervorgerufen, auf welche die Wimperschnur übergeht. Gelappte Anhänge oder längere Fortsätze in symmetrischer Lagerung vom Körper sich erhebend, ziehen die Wimperschnur mit sich aus. In allen Fällen sind diese Fortsätze äusserst regelmässig; charakteristisch für die grösseren Gruppen. Von einem Kalkskelete werden sie gestützt bei Ophiuren und Seeigeln, des Kalkgerüste fehlt den Larven der Seesterne und Holothurien, bei letztern durch die ihm übrigens keineswegs homologen Kalkkugeln oder Kalkrädchen vertreten. Jene von Kalkstäben gestützten Fortsätze geben den betreffenden Larven eine eigenthümliche oft bizarre Gestalt. (Figg. 73. 74.) (Vergleiche die bereits citirten Abhandlungen Müller's, besonders die 6te, in welcher das Gemeinsame der Larvenformen hervorgehoben ist.) Ausser der typischen Wimperschnur findet sich noch eine zweite, welche, ohne Beziehungen zu Fortsätzen, das den After tragende Körperfeld ringförmig umzieht (Tornaria). Sie hat keine Beziehungen zur ersten grösseren und kann nicht als eine Ablösung von dieser betrachtet werden. Bei einigen Formen von Seeigellarven kommt etwas hieher Beziehbares vor in den sogenannten Wimperepauletten, wimpernden Wülsten, die zwar ähnlich ringförmig angeordnet sind, jedoch nicht unter einander zusammenhängen (Fig. 73). Den Wimperreif der Tornaria kann man sich hier in vier wimpernde Querwülste aufgelöst denken.

All' diese Wimperorgane sind provisorische Einrichtungen. Sie charakterisiren die Larvenform, ohne in das in dieser oder aus dieser entstehende Echinoderm überzugehen. Bei den Ophiuren, Seeigeln und Seesternen erleiden sie mit der Entstehung des Echinodermenkörpers Rückbildungen. Das sich bildende Ambulacralsystem nimmt auch den Resten die Bedeutung von Locomotionsorganen, so wie auch der durch Verkalkung

Fig. 76. Wurm- und Echinodermenlarven, seitliche Ansicht. *A* Larve einer Holothurie. *B* Larve eines Seesterns (Bipinnarienform). *C D* Wurmlarven.

der Perisoms schwerer werdende Echinodermenleib zu dem leichten die Wimperschnur ausgespannt tragenden Gerüste in keinem Verhältniss mehr steht. Damit endigt die freie pelagische Lebensweise. Hievon verhalten sich die Larven der Crinoiden und der Holothurien verschieden. Die Larve (Auricularia) ändert mit der Anlegung des Holothurienorganismus, mit der Ausbildung des hier zuerst in Form der Mundtentakel auftretenden ambulacralen Apparates den Verlauf ihrer Wimperschnur. Dieselbe ordnet sich theils durch Auflösung vorhandener, theils durch Bildung neuer Abschnitte in fünf den Leib umziehende Reifen. Diese haben noch einige Zeit hindurch locomotorischen Werth und schwinden erst völlig bei Grössenzunahme des Körpers. Bei den Crinoiden wird die Larvenform mit einfacher Wimperschnur, die bei den Holothurien als Auricularia mit den Seeigel- und Ophiurenlarven grösste Uebereinstimmung zeigt, übersprungen, und es tritt die Form mit Wimperreifen als erste auf. Auch dieser Zustand — den J. Müller für die Holothurien als »Puppenstadium« bezeichnet hat, da während seiner Dauer keine Nahrungsaufnahme und wichtige innere Umwandlungen stattfinden — besitzt grosse Aehnlichkeit mit Wurmlarven, den Larven von Terebellen u. s. w. Dagegen scheinen die sogenannten wurmförmigen Seesternlarven nicht wohl hieher gerechnet werden zu können.

§ 100.

Bezüglich des speciellen Verhaltens des Hautskelets ist für die *Asteroiden* das Vorkommen beweglich unter einander verbundener Stücke an der Ventralfläche der Arme charakteristisch. Vom Munde aus bis gegen die Spitze der Arme bestehen bei den *Seesternen* quergelagerte Paare sich allmählich verjüngender Kalkstücke, und bilden die Grundlage einer Furche (der Tentakelrinne). Die einzelnen Stücke bedingen durch Gelenkverbindungen eine Gliederung der Arme. Die zwischen den soliden Gliedern befindlichen Lücken lassen die Saugfüsschen hervortreten. Daher werden diese Kalkstücke als Ambulacralplatten bezeichnet. Da aber in dieser Furche noch bestimmte Weichtheile (Ambulacralcanal und Nerven) eingebettet sind, so erscheinen die bezüglichen Gliedstücke nicht als Hautskelettheile. An den Seitenrändern der Furche steht das Skelet mit dem den Rücken der Arme überkleidenden Hautskelete in continuirlicher Verbindung, und hier zeigen sich häufig Tafeln oder Schilder in einfachen oder mehrfachen Längsreihen. Diese auch durch Höcker vertretenen Bildungen setzen sich zuweilen auf das Integument der Dorsalfläche des Körpers fort, oder es ist dieses durch netzförmige Kalkablagerungen, und kleinere durch unverkalkte Perisomtheile getrennte Tuberkel ausgezeichnet.

Die Integumentbildung der *Ophiuren* schliesst sich enge an die der Asterien an. Selten zeigt der Rückentheil des Körpers eine ausgedehnte Entwickelung von Kalkplatten, die hier in der Regel nur gegen die Basis der Arme zu stehen. Ebenda sowie um die Mundspalte zeigt auch das ventrale Integument Täfelung. Das feste Gerüste der Arme dagegen entfernt sich in mehreren Stücken von jenem der Seesterne. Die den Ambulacralplatten der letztern homologen Stücke bilden eine dichte, den Arm fast vollständig füllende Reihe, und lassen gegen die Dorsalfläche nur einen engen Canal, auf der ventralen Fläche eine zur Aufnahme der Nerven und des Ambulacralcanals dienende Rinne übrig. Die Leibeshöhle mit ihren Contentis erstreckt sich

daher hier nicht in die Arme hinein. Sie wird hier nur durch den erwähnten Dorsalcanal repräsentirt, der, wie der ganze Arm, von der äusseren Integumentschichte überkleidet wird. An Stelle des bei den Seesternen weichen Ueberzugs der Ambulacralfurchen wird bei den Ophiuren eine Reihe fester Kalkschilder gefunden, zu denen noch andere seitliche, sowie noch vielerlei Stachelbildungen oder schuppenartige Fortsätze hinzutreten.

Indem so die Arme der Ophiuren nicht weitere Räume als Fortsetzungen der Leibeshöhle beherbergen, erscheinen sie wie Anhänge des scheibenförmigen centralen Körpertheils, von dem sie immer scharf abgegrenzt sind. Ein Uebergangsglied zu diesem Zustande bildet die nordische Gattung Brisinga, deren vom Körper scharf abgesetzte Arme ophiurenartig erscheinen, indess der Bau der Ambulacralfurche, durch Mangel ihn bedeckender Kalkplatten, einen Anschluss an die Seesterne darbietet.

Auch bei den Asteroiden mit dichotomisch getheilten Armen (*Euryaliden*) birgt die lederartige Körperbedeckung eine von ihr ausgehende und wie bei den Ophiuren und Seesternen der ventralen Körperfläche angehörige Skeletbildung, die aus wirbelartig aneinander gereihten Kalktäfelchen besteht und vom Mundrande aus auf die Radien bis in deren feinste Ramificationen sich fortsetzt. Auch hier bildet dieses Skelet den Boden der Ambulacralrinne. Auf der dorsalen Fläche wird die Körperscheibe von der nur mit Kalkkörnern imprägnirten Haut umschlossen, welche von da auf die Arme übergeht und dieselben bis an den Rand der ventralen Rinne überkleidet.

Eine bedeutende Modification dieser Hautskeletbildung tritt bei den *Crinoiden* auf. Das dorsale Integument zieht sich in einen Stiel aus, mit dessen Ende die Thiere festsitzen. Regelmässige auf einander liegende Kalkplättchen bilden das Skelet des Stiels, und verbinden sich am Körper mit fünf plattenförmigen Stücken (Basalstücken), an welche andere Kalktafeln zur Umgrenzung des Körpers sich anschliessen. Diese Kalkplatten fehlen nur den Comatulen, bei denen ein einfaches knopfförmiges Stück die Verbindung des Stielskelets mit dem Körper vermittelt. Der gestielte, festsitzende Zustand ist hier ein vorübergehender, indess er bei der Mehrzahl der fossilen Crinoiden ein dauernder war, welches Verhalten nur noch Pentacrinus, Rhizocrinus und Holopus zeigen. — Sowohl auf den durch Dichotomie verzweigten Aesten der Arme (Pentacrinus), als auch an den alternirend an den Armen stehenden seitlichen Anhängen (Pinnulae der Comatula) verläuft die Ambulacralfurche von der Armbasis aus, und erstreckt sich mit der des Nachbararmes verbunden an der ventralen Fläche des kelchförmigen Körpers bis zum Munde hin. Das auch hier das Skelet überziehende weiche Integument zeigt überall Einlagerungen von Kalktäfelchen. Das bei den Seesternen durch die Bildung der Ambulacralrinne auftretende innere Skelet erlangt mit der grösseren Differenzirung der Arme das Uebergewicht über das äussere, welches sich nach dem Geschilderten nur an der Dorsalfläche des Körpers selbständig forterhält und in der Bildung des Crinoidenstiels eine einseitige Entfaltung erreicht. Es verbindet sich jedoch unmittelbar mit dem äusseren, indem die Leibeshöhle sich nicht mehr in die Arme fortsetzt, wo sie nur durch einen feinen Canal vertreten wird.

Die Verschiedenheiten der Hautskelete der Seesterne, die für die äussere Körperform maassgebend sind, liegen grösstentheils in untergeordneten Zuständen in Zahl und Breite der Gliedstücke der Ambulacralfurche, und im Verhältniss derselben zum dorsalen Integument. Bedeutender sind die Differenzen bei Ophiuren und Euryaliden, im Vergleiche zu ersteren, und noch mannichfaltigere Zustände bieten die Crinoiden dar. Der Versuch einer vergleichenden Anatomie dieser Theile ist noch nicht unternommen.

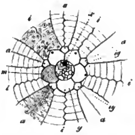
§ 101.

Die Veränderung, welche das Hautskelet der *Echinoiden*, und damit auch deren äussere Körperform, im Vergleiche mit den Asteriden erlitten hat, kann aus zwei Factoren abgeleitet werden. Der erste besteht in der Verkalkung des ventralen Perisoms, nämlich des die Ambulacralrinne und die darin gelegenen Weichtheile deckenden, bei den Seesternen weich bleibenden Abschnittes. Damit steht im Zusammenhange die unvollständige oder gänzlich mangelnde Verkalkung des gegliederten Skeletes der Ambulacralrinne. Es würde also hiernach zunächst der Arm eines Seesterns in seinem Perisom nicht blos dorsal, sondern auch ventral verkalkt sein, und in dem hievon umschlossenen Hohlraum würde — ausser den sonst im Innern der Arme liegenden Organen —, noch Ambulacralcanal und Ambulacralnerv zu liegen kommen.

Als zweites, für die Vergleichung der Seesterne mit den Seeigeln wichtiges Moment, ist das Verhältniss des dorsalen Abschnittes des Perisoms zum ventralen ins Auge zu fassen. Bei den Seesternen ist die Ausdehnung beider eine gleichmässige. Nimmt man nun für den dorsalen Abschnitt eine Reduction an, die von einer Verkürzung der Arme begleitet ist, so wird unter allmählichem Ueberwiegen des ventralen, die Ambulacra tragenden Abschnittes das Verhältniss des Seeigelperisoms zum Vorschein kommen. Mit der Reduction der Arme wird der Körper der Kugelform sich nähern, und mit der Verkümmerung der dorsalen Perisomfläche werden die Ambulacra, anstatt nur der ventralen Fläche anzugehören, von der Höhe des Mundpols aus aufwärts bis zum aboralen Pole, beziehungsweise bis zu dem auf eine unansehnliche Fläche beschränkten Reste des ursprünglichen dorsalen Perisoms ihren Verlauf nehmen. Bei den sogenannten regulären Seeigeln (Echiniden), die für die ganze Classe der Echinoiden als Ausgangspunct dienen müssen, erscheint das am dorsalen Perisom der Seesterne homologe Stück als eine unansehnliche, durch kleine, locker mit einander verbundene Kalkplättchen ausgezeichnete Fläche, auf der excentrisch der After (Fig. 77. *x*) gelagert ist. Diese die Mitte des sogenannten Apicalpols der Seeigel einnehmende Fläche ist von grösseren, die Ausmündung der Geschlechtsorgane tragenden Kalkplatten, den Genitalplatten (*g*), umgeben, davon eine als Madreporenplatte (*m*) bezeichnet wird. An diese, zum Theil sich zwischen sie einschiebend, reihen sich wieder fünf Stücke (Intergenitalplatten) (*ig*), und von diesen aus ziehen fünf Reihen von Plattenpaaren bis zur Mundpolfläche. Diese Plattenpaare sind von feinen Oeffnungen durchbohrt, durch welche die Saugfüsschen nach innen communiciren. Sie werden als Ambulacralplatten, die Reihen dieser Platten als Ambulacralfelder bezeichnet.

Die Ambulacralreihen des verkalkten Perisoms der Seeigel sind homolog dem bei den Seesternen weich bleibenden Perisom, welches die Ambulacralfurche der Arme an der Ventralfläche deckt. Die zwischen den Ambulacralfeldern liegenden Plattenreihen — Interambulacralfelder (Fig. 77. *i*) — sind undurchbohrt, sie müssen den Randplatten der Seestern-Arme verglichen werden. Wie die Ambulacralplatten, so bilden auch die Interambulacralplatten paarige Reihen. Bei Seeigeln früherer Perioden ist die Zahl der letzteren eine grössere gewesen; es sind solche mit 3, 5, bis 7 Reihen in einem Interambulacralfelde bekannt und es bestand damit zugleich eine viel grössere Mannichfaltigkeit.

Fig. 77.



Die Verbindung der Plattenstücke unter einander bietet verschiedene Verhältnisse dar. Wie bei den Seesternen die Kalkplatten des Perisoms durch bewegliche Verbindungen Formveränderungen des Körpers gestatten, so scheint auch bei den Seeigeln dieser Zustand gegeben gewesen zu sein, wie schuppenartige Plattenstücke fossiler Seeigel schliessen lassen. Bei den Seeigeln der gegenwärtigen Periode sind diese Zustände durchaus verschwunden, und die Platten der Ambulacral- wie Interambulacralfelder setzen eine starre Schale zusammen.

Von der regulären Form des Hautskelets der Echiniden bilden sich mehrere wichtige Modificationen, die sich nicht mehr unmittelbar mit dem bei den Seesternen gegebenen Verhalten vergleichen lassen, so dass nur durch die sogenannten echten Seeigel ein Anschluss vermittelt wird. Diese Modificationen sind von einem Verschwinden des Restes des primitiven Dorsal-Perisoms begleitet, und drücken sich in dem Uebergange der Radiärform in andere Formen aus. Die Ambulacralfelder erstrecken sich nicht mehr gleichmässig vom Munde zum Rücken; sie beschränken sich bei Spatangiden und Clypeastriden auf eine nur auf der Dorsalfläche gelagerte fünfblätterige Rosette (Ambulacra petaloidea), von deren Enden bei den Clypeastriden Plattenzüge mit feinen Oeffnungen gegen den Mund zu verfolgt werden können. Diese scheinen aus dem rudimentär gewordenen ventralen Abschnitte des Ambulacralsystems hervorgegangen zu sein und ergänzen den selbständiger gewordenen oberen Abschnitt.

Die bei den Seesternen durch das Skelet der Ambulacralrinne vorgestellte innere Skeletbildung wird bei den Echinoiden durch Fortsätze der Ambulacralplatten repräsentirt. Solche, namentlich bei Cidaris ausgebildete Fortsätze umfassen dann sowohl Nerven als Ambulacralcanal, und zeigen damit

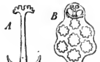
Fig. 77. Apicalpol der Schale eines *Echinus* mit den oberen Enden der Plattenreihen. *a* Ambulacralfelder. *i* Interambulacralfelder. *g* Genitalplatten. *ig* Intergenitalplatten. *m* Eine als Madreporenplatte erscheinende Genitalplatte. *x* Afteröffnung in dem von den Genitalplatten umgebenen Apicalfelde. — Die Höcker der Platten sind nur auf einem Interambulacralfelde und einem Ambulacralfelde gezeichnet, auf letzterem sind auch die Poren angedeutet, auf den übrigen vieren weggelassen.

jene Verwandtschaft. Als eine hievon unabhängige Einrichtung ist das den Echiniden und Clypeastriden zukommende Skelet des Kauapparates anzuführen, welches, den Anfangstheil des Darmes umgebend, aus einer Anzahl gerüstartig zusammengefügter Kalkstäbe besteht.

Bei den *Holothuriden* verliert das Integument seine Bedeutung als Hautskelet. Unzusammenhängende Kalkeinlagerungen in die derbe, meist auch dicke Hautschichte stellen die Kalkplatten der übrigen Echinodermen vor. Bei den Holothurien sind die Ambulacralfelder der Echinoiden noch als fünf Längsreihen von Oeffnungen vorhanden, welche zum Durchtritte der Saugfüsschen dienen. Zuweilen sind diese Reihen aufgelöst, oder sie zeigen in ungleicher Entwickelung, sogar in der Ausbildung an nur einer Seitenfläche des Körpers, die damit zur Sohlenfläche wird, eine Auflösung des Radiärtypus. Den Synapten sind die Ambulacralfelder ganz verloren gegangen.

Die Kalkeinlagerungen der Haut ergeben bestimmte, meist sehr regelmässige Formen, die bei den Synapten (Fig. 78.) wie bei den Holothurien charakteristisch sind. Zuweilen bilden sie grössere feste Theile, wie die schuppenartigen Gebilde, welche bei der Holothuriengattung Cuvieria die der Sohlenfläche (vergl. oben) entgegengesetzte Rückenfläche des Körpers bedecken, und welche, wenn auch viel kleiner, aber allseitig verbreitet in der Haut von Echinocucumis vorkommen.

Fig. 78.



Auch den Holothuriden kommt eine innere Skeletbildung zu, die jedoch auch hier vom Hautskelete ausgeht, wie bei den übrigen Echinodermen, wenn sie auch schon bei ihrem Auftreten selbständiger Natur scheint. Sie besteht aus einem den Schlund umgebenden Kalkringe, der den Körpermuskeln als Insertion, anderen Organen als Stütze dient. Aus 10 gesonderten Stücken besteht er bei den Holothurien, 12—15 besitzt er bei den Synapten. Bei den ersteren alterniren fünf grössere Stücke mit ebenso vielen kleineren und sind mehr oder minder beweglich mit einander verbunden. Sie können nicht auf die Theile des Kauapparates der Echiniden zurückgeführt werden, sondern sind, wie schon Tiedemann und Meckel ausführten, vielmehr den Auricularfortsätzen homolog, die bei den Seeigeln vom Mundrande der Schale aus nach innen treten. Wie diese bieten sie bei Synapten Oeffnungen zum Durchlasse von Nerven- und Ambulacralcanälen, die bei den Holothurien durch gabelförmige Fortsätze hervortreten.

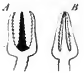
Mit dem Integumente der Seeigel sind ähnlich wie bei den Seesternen stachelartige Fortsätze verbunden. Während jedoch bei den letzteren nur ein Theil der Stacheln beweglich erscheint, und die meisten als unmittelbare Verlängerungen der Kalkplatten sich darstellen, erreichen die Stacheln der Echinoiden eine grössere Selbständigkeit. Sie articuliren auf besonderen Protuberanzen an den Platten der Kalkschale und besitzen einen besonderen Muskelapparat, der von dem Umkreise des Gelenkhöckers zur Stachelbasis tritt. Form und Grösse der Stacheln sind sehr verschieden und nach der Grösse

Fig. 78. *A* Kalkanker und *B* Kalkplatte, ersterem zur Befestigung dienend, aus der Haut von *Synapta lappa*. (Nach J. Müller.)

der Stacheln variirt auch der Umfang der Gelenkhöcker auf den Platten der Schale. Haarartig fein oder lanzettförmig erscheinen sie bei den Spatangen. Als keulenförmige Gebilde oder lange Spiesse findet man sie bei den Cidariden (Acrocladia). Auch abgeplattete Formen kommen vor.

Andere Hautorgane eigenthümlicher Natur sind die *Pedicellarien*, die sowohl den Seesternen als den Seeigeln zukommen. Sie bestehen aus einem stielartigen, muskulösen Integumentfortsatze, der gegen das Ende durch ein feines Kalkskelet gestützt wird und in zwei bis drei zangenartige gegen einander bewegliche Klappen ausläuft. Diese besitzen gleichfalls ein Kalkskelet. Bei den Echinoiden herrschen die dreiklappigen, bei den Asteriden die zweiklappigen Formen vor. Sie finden sich über den ganzen Körper zerstreut, bei den Seesternen besonders an der Basis der Stacheln, bei den Seeigeln vorzüglich auf dem den Mund umgebenden Perisom vertheilt.

Fig. 79.



Diese Körper, die ihrer Bewegungen wegen mehrfach für selbständige parasitische Organismen angesehen wurden, dürfen wohl als modificirte Stachelbildungen anzusehen sein, etwa derart, dass der nicht vollständig verkalkende Stiel der *Pedicellarie* dem Stiele einer Asteriden-Paxilla entspräche, das auf letzterer befindliche Büschel von Stachelchen aber durch die Arme der *Pedicellarie* dargestellt wird, die ähnlich durch Muskeln bewegt werden, wie dies auch bei Echinidenstacheln der Fall ist.

Der weiche Ueberzug der Kalktheile besitzt bei den Seeigeln an manchen Stellen Wimperepithel. Wimpernde zum Munde führende Streifen sind bei den Spatangen als »Semitae« bekannt.

Bezüglich des feinern Baues des Perisoms scheint den wenigen genauen Untersuchungen zufolge die Hauptmasse aus Bindesubstanz zu bestehen, die nach aussen von einer Epithelschichte überlagert ist. Die Kalkablagerungen treffen stets die Bindegewebsschichte, so dass die übrig bleibenden weichen Parthien zur Verbindung der sclerosirten Abschnitte dienen. Bei den Holothurien erreicht die lederartige Bindegewebsschichte eine ansehnliche Mächtigkeit. Recht schwach ist sie bei den Synapten. Auch hier lagern Kalktheile in ihr und zwar sind es häufig solche von bestimmter Form, wie die Kalkrädchen der Chirodoten, oder die durchbrochenen Plättchen (Fig. 78 B), welche die Basen der ankerförmigen Hakenstücke (A) eingefügt tragen. Letztere ragen aus dem Integumente hervor und bedingen das klettenartige Haften der Synaptenhaut. Eigenthümlich ist ferner für die Synapten ein dünner Cuticularüberzug der Epithelschichte, welcher bei den Würmern ein häufiges Vorkommen bildet.

* Auch in Gruppen beisammenstehende Nesselzellen, jenen der Cölenteraten ähnlich, sind in der Haut von *Synapten* beobachtet.

Bewegungsorgane.

Muskelsystem.

§ 102.

Die Muskulatur der Echinodermen ist im Allgemeinen mit dem Integumente und den davon ausgehenden Bildungen verbunden, und stellt damit

Fig. 79. Pedicellarien von *Echinus saxatilis*. *A* Eine Pedicellarie mit offenen Zangenarmen. *B* Mit geschlossenen Zangenarmen. (Nach Erdl.)

einen Hautmuskelschlauch vor. Auch die Anordnung der Muskulatur ist im Wesentlichen von der Entfaltung des Hautskelets abhängig, so dass sie nur da, wo der Körper durch Gelenkverbindungen der einzelnen festen Stücke, wie bei *Asteroiden* und *Crinoiden*, oder durch unzusammenhängende Kalkablagerungen des Integumentes, wie bei den *Holothurien*, eine Veränderung seiner Form zulässt, zu einem Systeme von Körpermuskeln entwickelt ist. Von grosser Wichtigkeit ist der Umstand, dass die Formelemente eine bestimmte Regelmässigkeit der Gruppirung zeigen, und nicht durchflochtene Fasermassen bilden, wie dies bei vielen Würmern der Fall ist. Dadurch drückt sich an dem Muskelsysteme eine höhere Differenzirung aus.

Bei den *Asteroiden* und *Crinoiden* ist die an den Armen sich vertheilende Muskulatur wie diese selbst gegliedert, indem sie die Zwischenräume der soliden Theile des Grundes der Ambulacralrinne ausfüllt. Bei den Crinoiden, deren Armskelettheile durch ein elastisches Gewebe verbunden sind, lagern die bezüglichen Muskeln auf der ambulacralen oder Bauchfläche des Thiers, und dienen vorzugsweise zur Beugung, indess das elastische Zwischengewebe der Gliedstücke streckend wirkt. Auch an den Pinnulae der Crinoiden besteht dieselbe Einrichtung.

Den *Echinoiden*, deren Perisom zu einer festen aus unbeweglich verbundenen Stücken bestehenden »Schale« erstarrt ist, fehlt deshalb eine solche Muskulatur, und wir finden hier nur einzelne Muskeln auf der Schale zur Bewegung der Stacheln oder stachelartigen Fortsätze, die sowie die im Innern des Körpers vorhandenen nur zur Bewegung bestimmter Organe dienen, wie z. B. die Muskeln des Kauapparates der Seeigel.

Diesem entgegengesetzte Verhältnisse bieten die *Holothurien* dar, bei denen der Mangel grösserer Skeletstücke eine gleichmässige Entwickelung der Muskulatur gestattet. Die Verbindung mit dem Integumente besteht in ausgesprochener Weise. Unter der Bindegewebsschichte der Haut liegt eine Ringmuskelschichte, auf welche nach innen zu fünf durch verschieden breite Zwischenräume getrennte muskulöse Längsbänder (Fig. 82. *m*) folgen, die sich vorne an dem bereits oben beschriebenen Kalkringe (Fig. 85. *R*) inseriren. Die Verbindung findet an den fünf Stücken statt, welche zum Durchlasse der Nerven- und Ambulacralgefässe durchbohrt sind. Die Längsmuskelbänder können auch getheilt sein. Die Ringschichte besitzt bei den Holothurien radiale Unterbrechungen, so dass sie eigentlich nur aus interradialen Querfaserfeldern dargestellt wird. Continuirlich erscheint sie dagegen bei den Synapten.

Ueber den Bau der Formelemente der Echinodermenmuskeln fehlen Untersuchungen, die den gegenwärtigen Anforderungen entsprächen. Früheren Angaben zufolge gehören die Muskelfasern zu den nicht quergestreiften. So nach R. Wagner, A. A. Ph. 1835. Joh. Müller, A. B. 1843 und von Siebold. Vergl. Anat. S. 81. Anm. Nach Valentin (Anat. du genre Echinus) dagegen sollen die Muskeln der Kauorgane und der Stacheln der Echinen quergestreift sein. Auch von Quatrefages sind Querstreifungen für die Längsmuskeln der Synapten angegeben, die bei der Contraction entstehen sollen. Sie werden neuerdings von Baur in Abrede gestellt, während von Leydig (A. A. Ph. 1854. S. 305), sowohl für Echinus als Holothuria eine Längs- und Querdifferenzirung der Muskelfasern beobachtet wurde.

Beachtenswerth ist bei den Asteriden das System von Quermuskeln, das zwischen den paarigen Stücken der Ambulacralfurche lagert. Es zerfällt in zwei Abtheilungen. Die eine liegt ventral über dem Wassergefäss der Ambulacralfurche und wirkt als Verengerer der Furche, indem sie die ventralen Flächen der paarigen Gliedstücke einander nähert. Antagonistisch als Erweiterer der Furchen wirken die Quermuskeln der anderen Abtheilung, die an der Rückseite der Kalkstücke, also gegen die Armhöhle zu ihren Platz haben.

Bei den *Crinoiden* fehlt bei Pentacrinus am Stiele die Muskulatur gänzlich. Ebenso an den Ranken des Stiels. Dagegen ist der Stiel der pentacrinusförmigen Larve der Comatula nach Thomson (Memoir on the Pentacrinus europaeus. Cork 1827, auch in Heusinger's Zeitschr. für org. Physik. II) beweglich. Aber den am centralen Dorsalstücke der Scheibe der Comatula befindlichen Cirren fehlt die Muskulatur, selbst an der Basis, so dass sie unbewegliche Anhänge vorstellen.

Ambulacralsystem.

§ 103.

Dem Integumente und der Muskulatur der Echinodermen muss noch ein Organsystem zugerechnet werden, welches in seinen physiologischen Beziehungen mit dem Ernährungsapparate, speciell dem sogenannten Wassergefässsysteme, verbunden ist, aber auch eben dadurch Einrichtungen erlangt, die es als locomotorischen Apparat erscheinen lassen. Es ist eine vom Integumente ausgehende Sonderung, welche das System der Saugfüsschen (Ambulacralfüsschen) bildet. Diese sind nämlich nicht blos mit dem Integumente oder dem Hautskelete verbunden, sondern erscheinen auch als Fortsätze oder Ausstülpungen des ersteren. Die letztere anatomische Beziehung verlangt die Betrachtung des Apparates an dieser Stelle, während das damit zusammenhängende Wassergefässsystem weiter unten vorgeführt werden wird.

Die Saugfüsschen stellen schlauchförmige Verlängerungen des Integuments vor, die mit muskulösen Wandungen versehen, meist in regelmässiger Anordnung den bereits beim Hautskelet beschriebenen Ambulacralradien folgend am Körper vertheilt sind, und durch das mit ihnen in Verbindung stehende Wassergefässsystem geschwellt werden können. Jedes der Ambulacralfüsschen steht mit einer in dem Integumente befindlichen Oeffnung in Verbindung, und wo Verkalkungen des Perisoms vorkommen, werden die Kalkplatten von entsprechenden Poren (Ambulacralporen) durchsetzt.

Da die unter diese Ambulacralgebilde zu rechnenden Organe, d. h. die über die Körperoberfläche sich erhebenden Blindschläuche, deren Lumen mit den Wassergefässen communicirt, sei es durch ihre Lagerung oder durch ihren Bau, nicht alle als Organe der Ortsbewegung gelten können, sondern auch noch andere Verrichtungen, wie z. B. die der Respiration, vermitteln helfen, so ist es passender, die ganze ihnen zu Grunde liegende Einrichtung bei dem Wassergefässsystem, von dem sie einen nicht unwesentlichen Theil ausmachen, auseinanderzusetzen und hier nur der locomotorischen Thätigkeit zu gedenken. Die Füsschen sind entweder cylindrisch, am Ende

abgeplattet und hier mit einer saugnapfartigen Bildung ausgestattet, die häufig noch durch innere Kalkplättchen, oder durch eine einzige, aber netzförmig durchbrochene Kalkscheibe gestützt wird (Seeigel); oder sie sind gegen das Ende zu konisch zugespitzt oder abgerundet (Seesterne), zuweilen auch noch mit einer knopfartigen Anschwellung versehen. Auch solche kommen vor, an denen man seitliche Einkerbungen oder Ausbuchtungen wahrnimmt (Ophiuren und Crinoiden), und diese bilden dann den Uebergang zu jenen Formen der Ambulacralgebilde, die nicht mehr locomotorisch sind, sondern als Ambulacralkiemen oder auch als Ambulacraltaster (fühlerartige Bildungen) erscheinen.

Durch die Anfüllung mit Wasser von innen her gerathen die Füsschen in den Zustand der Schwellung und werden in Folge dessen erigirt, so dass sie sich mehr oder minder weit ausstrecken. Ihre Ausdehnung richtet sich nach der Länge der starren Integumentanhänge; die längsten Saugfüsschen sind bei den langstacheligen Seeigeln anzutreffen. Beim Strecken heftet sich das Ende fest, und das Füsschen vermag nun, sich contrahirend, den Körper des Thieres nach der Anheftungsstelle hin fortzuziehen, eine Art der Ortsbewegung, die namentlich bei Seeigeln oft ziemlich behend ausgeführt wird. Bei der Bewegung betheiligt sich immer eine ganze Gruppe von Füsschen, durch deren Zusammenwirken eine gewisse Energie ermöglicht wird. — Echinoiden, Asteroiden, Crinoiden und die meisten der Holothurioiden sind mit solchen Saugfüsschen versehen; fusslos sind nur die Synapten, bei denen die Einzelnen (Synapta Duvernaea) zukommenden Saugnäpfe der Tentakel vielleicht eine locomotorische Bedeutung besitzen. —

Das Ambulacralsystem der Echinodermen ist von Agassiz dem cölenterischen Apparate verglichen worden, und namentlich sind es die hohlen Fortsatzbildungen des Cölenteratenleibes, auf welche der genannte Forscher die Uebereinstimmung gebaut hat. Es ist gewiss richtig, dass die Saugfüsschen der Echinodermen wie Tentakel von Cölenteraten durch einen in sie eingetriebenen Flüssigkeitsstrom in den Zustand der Schwellung versetzt werden, allein für beiderlei Vorgänge bestehen doch ganz verschiedene anatomische Unterlagen, die keine Homologie zulassen. Zwischen dem Ambulacralsystem und den Cölenteraten-Tentakeln besteht dieselbe Verschiedenheit wie zwischen dem Wassergefässystem und dem cölenterischen Apparate. Es ist so, selbst ganz abgesehen von der typischen Differenz beider Thierabtheilungen, eine Vergleichung nur auf physiologischem Boden möglich, und dann gehören die irrigatorischen Vorrichtungen, wie sie z. B. bei den Mollusken vorkommen, gleichfalls hieher.

Die Anordnung der Saugfüsschen am Körper folgt der bereits oben beim Hautskelete dargelegten Verbreitung der Ambulacralplatten und Poren. Bei den Asteriden nehmen sie in je zwei, selten in vier Reihen (Asteracanthion), die Länge der Ambulacralfurche der Arme ein. Bei den Ophiuren, deren Ambulacralfurche von Platten gedeckt wird, rücken sie an die Seitenwand der ventralen Armfläche auseinander. Die Echinoiden besitzen aussen auf den Ambulacralreihen noch Saugfüsschen in der Nähe des Mundes, die in jenen Abtheilungen, deren Mund unmittelbar vom Kalkskelete begrenzt wird, von entsprechenden Ambulacralporen ausgehen. Bei den Holothurien ist die Vertheilung der Saugfüsse häufig eine unregelmässige; die Ambulacralreihen sind aufgelöst. Eine Auflösung anderer Art besteht bei Rhopalodina, bei der man zehn Ambulacralreihen wahrgenommen hat. Da Holothurien mit 10 Antimeren nicht bekannt

sind, ist es wahrscheinlich, dass die Zehnzahl hier einer Sonderung der einzelnen Ambulacra in je zwei ihre Entstehung verdankt.

Bemerkenswerth ist das Vorkommen der einfachsten und indifferentesten Form bei den Seesternen. Von diesen cylindrischen, am Ende zugespitzten Formen zweigen sich zwei andere Formen in divergirender Richtung ab. Die eine findet sich bei den Ophiuren in dem Höckerbesatze der Saugfüsschen ausgedrückt, und ist bei den Crinoiden noch weiter in dieser Richtung entwickelt, indem die Höcker durch kolbige Anhänge vertreten sind. Die andere Form besteht in der Ausbildung eines terminalen Saugnapfes und herrscht bei den Echinoiden auch bei den Holothurien vor. So zeigen sich auch hierin die Verwandtschaftsgrade.

Organe der Empfindung.

Nervensystem.

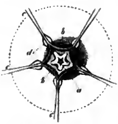
§ 104.

Das Nervensystem der Echinodermen wird in seinen Haupttheilen aus einer der Zahl der Radien des Körpers entsprechenden Summe von Stämmen dargestellt, die, längs den letzteren verlaufend, um den Schlund durch Commissuren verbunden sind. Diese Commissuren entstehen dadurch, dass jeder der mit den Ambulacralgefässen verlaufenden Nervenstämme sich in der Nähe des Mundes in zwei Hälften theilt, die nach beiden Seiten gehend, mit den ihnen von den nächsten Nervenstämmen entgegenkommenden Strängen verschmelzen. Der Schlundring, wie die Vereinigung sämmtlicher Längsstämme heissen mag, wird vorwiegend aus Commissuren gebildet, die centralen Theile sind in den Nervenstämmen zu suchen, die auch gegen die Mitte ihres Verlaufs anschwellen und ganz treffend von Joh. Müller als »Ambulacralgehirne« bezeichnet worden sind. Die aus der geringeren Stärke der Stränge hervorgehende commissurielle Bedeutung des Nervenrings um den Mund der Echinodermen verbietet die hier vorliegende Einrichtung dem Schlundringe der Würmer, Arthropoden und Mollusken an die Seite zu setzen, da bei diesen immer Centralorgane — Ganglien — in seine Bildung eingehen, und dadurch einen viel höheren Grad der Centralisirung der Organe ausdrücken. Zugleich weist dieses Verhalten auf die Entstehung des Echinodermenkörpers aus unvollständige Trennung discreter Individuen hin (vergl. oben S. 304 u. 307) und der ambulacrale Strang ist dem Bauchmarke der Annulaten für homolog zu erachten.

Von den Nervenstämmen entspringen jederseits zahlreiche Zweige, die vorzüglich für die verschiedenartigen Ambulacralgebilde bestimmt sind. Bei den *Crinoiden* und *Asteroiden* liegen die Nervenstämme ausserhalb des Ambulacralskelets der Arme, und zwar bei den ersteren unter der von Weichtheilen gebildeten und nur von Kalkplättchen gestützten Ambulacralrinne, wo sie am Ursprunge jeder Pinnula eine kleine Anschwellung zeigen. Von den Bauchschildern der Arme verdeckt verlaufen die Nervenstämme der *Ophiuren*, während sie bei den eigentlichen *Seesternen* in der nur von Weichtheilen ausgekleideten Ambulacralrinne eingebettet sind. —

Das Nervenpentagon der *Echiniden* ist bei der mit einem Kauapparate versehenen Gruppe, dem letzteren eng angelagert. So liegt es bei Echinus (Fig. 80) über dem Boden der Mundhöhle, zwischen dem Oesophagus und den Spitzen der Stücke des Kauapparates, und wird durch fünf Bandpaare in dieser Lage befestigt. Die Nervenstämme (*c*) begeben sich von den Ecken des Pentagons in die Zwischenräume der Pyramidenstücke, und verlaufen von hier aus über die Mundhaut hinweg zu den Ambulacralfeldern. In der Mitte ihres Verlaufes zeigen sie eine starke Verbreiterung, und sind zugleich durch eine Medianfurche in zwei Seitenhälften getheilt. Die von den Hauptstämmen abgehenden Seitenäste entsprechen in ihrem Verlaufe den Aesten der Ambulacralgefässe. Die Anordnung des Nervensystems der Spatangen ist eine ähnliche, doch bildet der Mundring ein ungleichseitiges Pentagon.

Fig. 80.



Der nervöse Mundring der *Holothurien* liegt dicht vor dem Kalkringe, etwas nach innen von ihm, und wird nach vorne von der Mundhaut begrenzt (Fig. 85. *n*). Da er — verschieden von dem Nervenringe der Seesterne und Seeigel — stärker ist als jeder der aus ihm hervortretenden fünf Nervenstämme (Fig. 85. *n'*), so mag ihm mit grösserer Bestimmtheit die Bedeutung eines Centralorganes zukommen, und darin eine Annäherung an die Thiere mit ganglionärem Schlundringe zu erkennen sein. Die peripherischen Nervenstämme treten durch Oeffnungen der fünf grösseren Stücke des Kalkringes, und verlaufen dann breiter werdend und nach Krohn mit einer Medianfurche versehen auf den Längsmuskelbändern, unter Abgabe feiner Zweige bis zum Hinterleibsende, wo ihre Breite in der Gegend der Cloake wieder abnimmt. Ausser diesen radialen Stämmen entspringen vom Mundringe auch Nerven für die Tentakel.

Ausser Tiedemann (op. cit.) ist für das Nervensystem der Echinodermen die Arbeit Krohn's von grosser Wichtigkeit (A. A. Ph. 1841). Anschwellungen des Schlundringes, die Ganglien vergleichbar wären, werden entschieden in Abrede gestellt.

Neue Untersuchungen der histiologischen Verhältnisse, die für die Bedeutung der einzelnen Abschnitte des Nervensystems allein eine sichere Grundlage geben können, sind als nöthig zu bezeichnen.

Nach Häckel kommen zellige Elemente sowohl in den Ambulacralstämmen als auch im Nervenringe der Seesterne vor. Sie umlagern die Fasern der Axe der Nervenstämme (Z. Z. X. S. 118). Durch die Mittheilung von Baur (op. cit.) über das Nervensystem der Synapten sind noch viel grössere Bedenken erhoben worden. Nach diesem Autor besitzt das Nervensystem sowohl im Ringe wie an den Stämmen eine äussere Hülle, die rundliche, zellenähnliche Elemente umschliesst. In der Axe verläuft

Fig. 80. Nervensystem von *Echinus lividus*, der Kauapparat ist entfernt. *a* Querdurchschnittener Oesophagus. *b* Die Commissuren der Nervenstämme, einen pentagonalen Schlundring darstellend. *c* Die nach den Radien verlaufenden Nervenstämme (Ambulacralgehirne). *d* Bänder, welche die Spitzen der Pyramiden des Kauapparates aneinander heften. (Nach Krohn.)

ein ununterbrochener Canal, der im Ringe und in dem Anfange der Radialäste sehr deutlich ist, in letzteren weiter vom Ringe ab mehr spaltförmig erscheint und hier die Medianfurche KROHN's vorstellen soll. Eine Verästelung der radialen Nervenstämme ist angeblich nicht vorhanden.

Bei den meisten Echinodermen ist das Nervensystem durch Pigmenteinlagerungen ausgezeichnet. Sie finden sich unter dem Neurilemma (HÄCKEL) als gelbe oder rothe oder grünliche Massen feiner Körnchen.

Sinnesorgane.

§ 105.

Bestimmte Theile des Integumentes erreichen hier eine besondere Bedeutung für den Tastsinn. Ausser den mit dem Wassergefässsysteme in Verbindung stehenden Saugfüsschen können noch die Tentakelgebilde, die in der Nähe des Mundes sich finden, als **Tastorgane** hieher aufgezählt werden. Mit der Beschränkung des Ambulacralsystems bei den Holothurien wird ihnen eine höhere Bedeutung zukommen, wie sie denn auch hier ansehnlich entwickelt sind, und meist ramificirte Gebilde vorstellen. Dass Nerven zu ihnen gelangen, ist für ihre Auffassung als Tastorgan von Wichtigkeit.

Als **Hörwerkzeuge** sind bei Synapten fünf Bläschenpaare beschrieben worden, die an den Ursprüngen der radialen Nervenstämme gelagert sind. Sie sind ebenso problematische Sinnesorgane, als die sogenannten Augenflecke dieser Gattung.

Sehwerkzeuge wurden nur bei den Asteriden näher bekannt, während bei den übrigen Echinodermen blosse Pigmentanhäufungen als Augen oder »Augenflecke« gedeutet wurden. Die Augen der Seesterne lagern an der gewöhnlich aufwärts gebogenen und damit dem Lichte zugekehrten Spitze jedes Armes auf einer polsterartigen Erhebung des Endes der Ambulacralrinne. Sie bestehen aus sehr vielen oberflächlich sphärischen Körpern (Krystallstäbchen?), deren jedes von einer Pigmenthülle umgeben ist, die auf einer kugeligen oder halbcylindrischen Markmasse als der Grundlage des Augenpolsters ruht. Das ganze Auge bedeckt eine Epithellage mit einer Cuticula. Es bestehen also hier Augenformen, welche nach Analogie der einzelnen Würmern und den Gliederthieren zukommenden als zusammengesetzte zu betrachten sind. Als Sehnerv würde das Ende des Ambulacralnerven anzusehen sein.

Die Hörbläschen der *Synapten* sind von BAUR als solche aufgeführt, nachdem JOH. MÜLLER dieselben Gebilde als »Bläschen mit Doppelkörnern« an einer als »jungen« Holothurie bezeichneten jungen Synapta beschrieben hatte. Sie bestehen aus einer homogenen Membran, die stielartig mit dem Neurilemm des Nervenstammes zusammenhängt, und sind von deutlichem Epithel ausgekleidet. Bei jungen Thieren enthält jedes Bläschen ein oder mehrere homogene, stark lichtbrechende Körnchen, die eine zitternde Bewegung zeigen; älteren fehlen diese Körnchen. Der Mangel eines nervösen Endapparates an diesen Gebilden dürfte sie vorläufig noch als zweifelhaft ansehen lassen.

Bezüglich der Sehorgane, deren Vorkommen bei Seesternen von HÄCKEL entdeckt ward (Z. Z. X.), ist beachtenswerth, dass bei Seeigeln an den den Enden der Seesternarme homologen Stellen Pigmentanhäufungen vorkommen. Sie liegen auf den von einer feinen Oeffnung durchbohrten Intergenitalplatten (Fig. 77 *ig.*), den Ocellarplatten nach AGASSIZ. Sollten hier nicht noch Krystallstäbchen ähnliche Bildungen aufzufinden sein, so dürften die Pigmentflecke als rückgebildete Zustände der Seesternaugen sich erklären. Nach HÄCKEL wurden die letzteren auch von METTENHEIMER beschrieben. Derselbe sieht die lichtbrechenden den Krystallstäbchen verglichenen Gebilde als aus einer Anzahl von Zellen bestehend an und beschreibt zugleich das Augenpolster durchsetzende Fasern. (Abhandl. der Senkenb. Naturforsch. Gesellsch. III. Ferner: A. A. Ph. 1862).

Die bei Synapten vorhandenen Pigmentflecke in der Nähe der Tentakel sind von anderen farbigen Stellen des Körpers nicht verschieden.

Organe der Ernährung.

Verdauungsorgane.

§ 106.

Das bei den ausgebildeten Echinodermen sehr verschiedenartige Verhalten des Nahrungscanals lässt sich aus einfacherer und gleichartiger Anlage bei den Larvenzuständen ableiten. Wie die Larvenform selbst, so erscheint auch das primitive Darmrohr für alle Echinodermen in übereinstimmender Vorbildung. Dass auch hier jene, deren Entwickelung zusammengezogen, ohne den typischen Larvenzustand verläuft, nicht beigezählt werden können, wird begreiflich sein.

Die erste Anlage des Darmes erfolgt als eine Wucherung der den Körper der jungen Larve überziehenden peripherischen Zellschichte, die dem Ektoderm der Cölenteraten vergleichbar ist. In den im Inneren nur aus gallertiger Bindesubstanz bestehenden Larvenkörper wächst ein Blindschlauch, dessen Wände in die Ektodermschicht sich fortsetzen. Es sind in diesem Stadium Zustände repräsentirt, die mit solchen anderer niederer Thiere, vor allem der Würmer, völlig übereinstimmen. Eine Oeffnung dient als Mund und After. Bald wächst gegen das blinde Darmende von einer Seite des Körpers her eine zweite Einbuchtung aus, die sich mit dem Darme vereinigt, hohl wird und so mit dem erstgebildeten Stücke eine Continuum bildet. Die letztgebildete Abtheilung stellt den Mund und den damit zusammenhängenden Oesophagus, die erstgebildete den Mittel- und Enddarm vor. Der spätere After und der damit verbundene Darmtheil ist somit das vom gesammten Darme zuerst Feststehende. Der Larvendarm setzt sich aus drei Abschnitten zusammen. Eine weite Mundöffnung führt in eine in der Längenaxe des Körpers liegende contractile Röhre, die als Schlund oder auch Oesophagus bezeichnet ward. Wir wollen diesen ganzen Abschnitt als Munddarm bezeichnen. Darauf folgt ein weiterer Theil, das blinde Ende des primitiven Darmes. Es wird als Magen bezeich-

net, besser wohl mit indifferenterem Namen als Mitteldarm. Dieser zieht sich in ein engeres, retortenförmig gekrümmtes Rohr aus, welches sich zum After begibt, Enddarm. Mund und After liegen anfänglich auf verschiedenen Flächen des Larvenkörpers. Mit der Differenzirung der Körperform, besonders durch Ausbildung der Wimperschnur, kommen sie scheinbar auf eine und dieselbe Fläche, die sogenannte Vorderseite, zu liegen. Es ist jedoch leicht ersichtlich, dass gerade die Wimperschnur zwei Körperflächen deutlich trennt; eine beschränktere Mundfläche, und eine ausgedehntere, auch gegen erstere umgeschlagene Afterfläche.

Bei der Bildung des Echinodermenleibes in der Larve und theilweise aus ihr, geht der Larvendarm nicht vollständig in ersteren über. Das entstehende Perisom umwächst zunächst dessen Mittelstück, und nimmt bei den Seesternen nur dieses und den Enddarm in sich auf. Bei den Seeigeln scheint auch der After neu gebildet zu werden. Endlich geht bei den Holothurien, deren Darmanlage bei der vollständigen Umwandlung der Larve in das Echinoderm ganz in den Darm des letzteren übergeht, gleichfalls eine Neubildung des Mundes vor sich.

Die Verdauungsorgane lagern später in einer oft weiten Leibeshöhle und ergeben in ihrer Differenzirung verschiedene Stufen, die sich im Allgemeinen an das Verhalten des Perisoms anschliessen. Bei allen Echinodermen besitzt der Darmcanal dünnhäutige Wandungen. Eine Trennung in einzelne Abschnitte fehlt zwar nie, ist aber im Ganzen wenig anders markirt, als durch Verschiedenheit des Lumens. Der Mund besitzt eine centrale Lagerung auf der ventralen Körperfläche. Als Modification, die mit anderen Umbildungen des Leibes sich verbindet, ist die excentrische Lagerung anzuführen. Bei den *Seesternen* führt er in eine kurze weite Speiseröhre, die sich in einen die Mitte des Körpers einnehmenden weiten Magen fortsetzt. Bei dem Uebergange eines Theiles des Larvendarmes in den des Seesternes (vergl. oben) finden sowohl Form- als Lageveränderungen statt. Der bezügliche Abschnitt des Larvendarms streckt sich ansehnlich in die Länge, und stellt eine in der Seesternanlage fast horizontal liegende Schlinge vor, die in der Richtung einer Spirale verläuft. Von da bis zur definitiven Gestaltung liegen noch viele Zwischenstufen. Jene erste Form ist aber die wichtigste, weil von ihr aus zu anderen Echinodermen Verbindungen sich erkennen lassen.

Ein blind geschlossener Sack bleibt der Magen bei den *Ophiuren* und einer Abtheilung der Asteriden, denen eine Afteröffnung fehlt. Doch zeigt er bei allen Asteriden Ausbuchtungen, und vor allem blindsackartige Anhänge, die den Ophiuren abgehen, indem hier nur radiäre Einschnürungen vorkommen. Die Magenblindsäcke der Seesterne erstrecken sich paarweise in die Arme. Sie sind dünnwandige Schläuche, die dicht mit seitlichen, zuweilen wieder ramificirten Anhängen besetzt sind (Fig. 81. *h*) und sich in der Regel vor der Einmündung in den Magen paarweise zu einem Canale vereinigen. Die mit einem After versehenen Seesterne besitzen ausserdem noch andere Blindschläuche als interradiale, nicht in die Arme reichende Anhänge des kurzen Enddarms. So zeigt sich hier eine verhältnissmässig hohe Differenzirung, die aber allgemein dem radiären Typus folgt und schon

bei den Ophiuren mit der Beschränkung der Leibeshöhle Rückbildungen erleidet. Eine fernere Modification besitzt das Darmrohr der *Crinoiden*, indem hier, wenigstens bei Comatula, der um eine in die Leibeshöhle einragende Kalkspindel gewundene Magendarm, von einer an letzterer vorspringenden Leiste eine Strecke weit derart eingestülpt wird, dass sein Lumen in zwei über einander gelegene, jedoch nicht völlig getrennte Abschnitte sich theilt. Der Darm beschreibt so eine Spiraltour und geht mit seinem engeren kurzen Endstücke in die in der Nähe des Mundes interradial gelagerte, röhrenförmig vorragende Afteröffnung über. Dieses durch die Windung scheinbar sehr abweichende Verhalten wiederholt das bei jungen Seesternen gegebene. Die Windung des Darmrohrs ist hier zum bleibenden Zustande ausgebildet, während bei den Asteriden sie nur während der Entwickelung des Echinoderms vorübergehend bestand. Die Anpassung des Darms an die Radiärform des Körpers ist bei allen übrigen Echinodermen aufgegeben, und so harmoniren diese Verhältnisse mit der Verschmelzung der Antimeren zu einem einheitlichen Organismus.

Fig. 84.



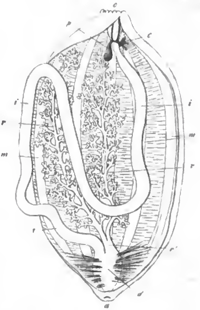
Bei den *Echinoiden* beschreibt das Darmrohr immer mehrere Windungen. Der engere Munddarm geht in einen weiteren Abschnitt über, der den längsten Darmtheil vorstellt. Er besitzt bald wenig deutliche Ausbuchtungen bei den eigentlichen Seeigeln, wirkliche Blindsäcke dagegen bei den Clypeastriden. Hier (z. B. bei Laganum) ragen diese in die von den Stützpfeilern der Kalkschale abgegrenzten Leibeshohlräume ein.

Bei den *Holothurien* bildet das Darmrohr, den Körper an Länge übertreffend, eine Doppelschlinge, während es bei den *Synapten* (mit Ausnahme der Chirodoten) sich mit vielen Ausbuchtungen gerade durch die Leibeshöhle erstreckt. Als eine besondere Differenzirung ist ein auf den Oesophagus folgender muskulöser Darmabschnitt zu beachten, der, besonders bei Synapten ausgedehnt, als Muskelmagen zu fungiren scheint. Angedeutet ist dieses Verhalten auch bei den Seesternen, deren Oesophagus gleichfalls eine stärkere Muskelwand als der übrige Darm besitzt. Dem Magen der Seesterne entspräche somit bei den Holothurien der hinter dem muskulösen Abschnitte gelegene Darm. Das Darmende geht bei den Holothurien in eine Erweiterung über, die obwohl als Cloake bezeichnet, doch nur dem Enddarme der

Fig. 84. *Asteriscus verruculatus*, von der Dorsalfläche geöffnet. *a* After. *i* Rosettenförmig erweiterter Darm (Magen). *h* Schlauchförmige Radialanhänge des Darms. *g* Genitaldrüsen.

Asteriden entspricht, und zwei oder mehrere baumartig verzweigte Organe aufnimmt. Sie werden in der Regel von zwei dicht an der Cloake vereinigten Hauptstämmen gebildet, die sich durch die ganze Länge der Leibeshöhle nach vorn erstrecken (Fig. 82. *r*) und mit zahlreichen ramificirten Blindschläuchen besetzt sind. Wenn auch die Function dieser meist als »Lungen« bezeichneten und als innere Athemorgane gedeuteten Organe von der der interradialen Blindschläuche des Seesterndarmes verschieden ist, so müssen sie doch morphologisch mit diesen verglichen werden. Sie stellen von diesem Gesichtspuncte aus eine Weiterentwickelung der bei den Asterien meist einfacheren Schläuche vor. Die Cloake ist nicht nur durch die Einmündung der baumförmigen Organe ein besonderer Abschnitt, sondern wird auch durch Verbindung mit radiären Muskeln ausgezeichnet, durch die sie an die Leibeswand befestigt wird, und die auch bei den Synapten nicht fehlen.

Fig. 82.



Der Verdauungscanal der Echinodermen ist an die Innenfläche des Perisoms durch Bänder oder Fasern befestigt, die als eine Art von Mesenterium fungiren. Bei den Seesternen und Ophiuren sind es radiär verlaufende Fasern, die besonders am Oesophagus zahlreich sind. Die radialen Blinddärme der Seesterne besitzen eine besondere Befestigung an das dorsale Perisom, indem eine »Peritonealduplicatur« längs jedes Blinddarmes und zwar mit zwei Lamellen sich hin erstreckt und so einen gegen die Mitte des Körpers zu sich öffnenden Canal umschliesst. (Sharpey, Cyclopaed. II. Echinoderm.) Der oben aus einander gesetzten phylogenetischen Hypothese entsprechend, würden die Blinddärme der Asteriden aus den Darmanlagen der zu Antimeren werdenden Einzelthiere hervorgeben und als weitere Differenzirung derselben zu betrachten sein. Ihre Verbindung mit einem gemeinsamen Abschnitte des Echinodermendarmes weist auf die Entstehung aus dem Larvendarm hin. Unbestimmt bleibt freilich woher die Duplicität kommt, die bei jedem Arme sich trifft. — Bei den Seeigeln sind Mesenterial-Fasern längs des ganzen gewun-

Fig. 82. Darmcanal und baumförmige Organe einer *Holothurie*. *o* Mund. *i* Darmrohr. *d* Cloake. *a* After. *c* Verästelter Steincanal. *p* Poli'sche Blase. *r*, *r* Baumförmige Organe. *r'* Vereinigung derselben an der Einmündestelle in die Cloake. *m* Längsmusculatur des Körpers.

denen Darms vorhanden. Als eine durchbrochene Lamelle erscheint das Mesenterium bei den Holothurien; einfacher bei Synapten, wo es eine geradlinig an den Darm inserirte Lamelle vorstellt, doch ist bei den Synapten mit schlingenförmig angeordnetem Darm wie bei den Chirodoten, von jedem der drei Stücke des Darms eine zu einem besonderen interradialen Theile gehende Mesenteriallamelle vorhanden.

Der Darmcanal der Crinoiden zeigt durch seine Windung Aehnlichkeit mit jenem der Echinoiden. Wenn die Lage des Afters, der dem Munde genähert ist, gegen die regelmässigen Seeigel eine Verschiedenheit abgibt, so wird diese durch eine ähnliche Lagerung des Afters bei den Spatangen wieder aufgehoben. Das spindelförmige Gebilde, um welches der Darm gewunden, und welches eine der Lamina spiralis ossea der Schnecke des Säugethierlabyrinths ähnliche Lamelle vorstellt, besteht aus einer spongiösen von einem Kalknetz durchsetzten Substanz. Ein solches überzieht auch die Aussenfläche des Darms, welche von einem dünnhäutigen, mit der Darmwand verwachsenen, mit der Innenfläche des Perisoms hin und wieder durch Fasern verbundenen Eingeweidesack umgeben ist. (Vergl. J. Müller, Bau des Pentacrinus (l. cit.), auch Heusinger, Zeitschr. f. org. Physik. III.)

Ein anscheinend abweichendes Verhalten in der Anordnung des Darmes bietet unter den Holothurien *Rhopalodina* dar, bei der Mund- und Afteröffnung dicht neben einander am Ende eines flaschenhalsförmigen Körperfortsatzes gelagert ist. Eigenthümlich ist nur die Verlängerung des jene beiden Oeffnungen tragenden Körpertheils, da eine benachbarte Lagerung von Mund und After bei vielen Echinoiden besteht.

§ 107.

Von den accessorischen Theilen des Verdauungscanals sind Kauwerkzeuge sowohl bei den Asteroiden als Crinoiden nicht als gesonderte Theile vorhanden. Bei den Seesternen fungiren als solche, harte, mit dem Perisom zusammenhängende Papillen, die noch weiter bei den Ophiuren ausgebildet sind, wo sie oft in übereinanderliegenden Reihen die gegen die Mundöffnung vorspringenden Winkel des ventralen Perisoms besetzt halten. Es sind also eigentlich nur die modificirten Mundränder, welche hier das Kaugeschäft vollziehen. Der Mund selbst stellt eine sternförmige Oeffnung vor, deren Radien nach den Antimeren zu einspringen. Bei den *Echinoiden* finden sich sehr complicirte Kauapparate, und zwar bei den Clypeastriden aus fünf Paaren dreieckiger Kalkstücke gebildet, während bei den echten Seeigeln eine grössere Anzahl von Stücken das Mundskelet vorstellt. Da der Kalkring der Holothuroiden dem Perisom angehört, so kann er nicht diesem Kauapparate verglichen werden, sowie er auch in functioneller Beziehung nicht hieher gehört. Den Holothurien wie den Synapten fehlen somit Kauwerkzeuge gänzlich.

Specifische Drüsenorgane, die etwa der Leber höherer Thiere zur Seite zu stellen wären, sind nicht mit Bestimmtheit nachgewiesen. Als Leber fungirt wohl die Innenfläche des Darmrohrs, das, wie bei vielen Würmern, mit einem Belege farbiger Zellen versehen erscheint. Bestimmter vielleicht dürften die blinddarmartigen Anhänge (Fig. 84. *h*) des Magens der Seesterne als gallebereitende Organe anzusehen sein, da die Ausbuchtungen derselben häufig als drüsige Gebilde sich herausstellen, und auch in den einfacheren Formen

eine gelbliche oder gelbbraune Drüsenzellenschichte gefunden worden ist. — Die als Differenzirungen des Enddarms erscheinenden Anhangsgebilde treten bei *Seesternen* und *Holothurien* in mannichfaltiger Form auf. Bei den ersteren stellen sie den Interradien entsprechende Schläuche vor, die in sehr verschiedener Ausbildung vorkommen. Bei den Holothurien sind sie an Zahl reducirt, die radialen Beziehungen sind aufgegeben, und es erscheinen die in den als Cloake bezeichneten Enddarm mündenden Organe als dendritisch verzweigte Gebilde, die unter den Athmungsorganen noch vorgeführt werden müssen. Ausser diesen treffen sich für die Holothurien noch weitere Differenzirungen aus dem Enddarme, die eine schlauchartige Form besitzen und wohl als Excretionsorgane (siehe unten § 111) fungiren.

Bezüglich des Kauapparates der Seeigel ist näher auszuführen, dass bei den Clypeastriden jedes der fünf Skeletstücke aus je einem Paar besteht und an der gegen die Mundöffnung gerichteten Spitze mit einem Belege von Emailsubstanz versehen ist. So wird ein festes Zähnchen gebildet. Die einzelnen zahntragenden Paare sind so gelagert, dass die Zähnchen gegen einander gerichtet sind und die Mundöffnung zwischen ihnen hindurch geht. In derselben Weise erscheint der »Laterne des *Aristoteles*« benannte Kauapparat der *Echiniden* gebaut. Die fünfpaarig verbundenen zahntragenden Stücke stellen eine fünfseitige, mit der Basis nach oben sehende Pyramide vor, die vom Oesophagus durchzogen wird. An dem unteren zugespitzten Ende dieser Hauptstücke fügt sich ein starkes Schmelzzähnchen an. Die oberen Enden je zweier benachbarter Hauptstücke sind durch Schaltstücke verbunden, auf welchen noch bogenförmige, nach aussen und unten gerichtete Bügelstücke aufliegen. Indem jedes der zahntragenden Hauptstücke aus 2 seitlichen dreieckigen Stücken besteht, denen noch zwei Ergänzungsstücke aufliegen, und auch der Bügel aus 2 Theilen, einem äusseren und einem inneren Stücke besteht, wird der ganze Apparat inclusive der 5 Zähne aus 40 Stücken zusammengesetzt. (Vergl. hierüber H. Meyer in A. A. Ph. 1849.) An diesem also ziemlich complicirten Kauapparate sind die einzelnen Theile noch durch Muskulatur und Bänder unter einander verbunden, und besondere dünne Muskeln heften noch die äusseren Enden der Bügel, sowie breite Muskelplatten die obere äussere Kante der Pyramidenstücke an den Rand des Kalkskelets und bewirken durch ihre Thätigkeit die Annäherung der unteren Enden der Zahnstücke, die hier von einander sich entfernen, wenn die von ihnen aus an die Auricularfortsätze der Schale gehenden Muskelbündel thätig sind. —

Die dem Endstücke des Darmes der Asterien zukommenden interradialen Anhänge finden sich unter den afterlosen Seesternen bei Astropecten, wo sie, zwei an der Zahl, mit dem Magengrunde durch eine enge Oeffnung zusammenhängen. Bei Luidia fehlen sie. Die mit einem After versehenen Seesterne besitzen sie in ansehnlicher Entwickelung. Archaster zeigt fünf gegen das Ende zu sogar getheilte Blindsäcke, und bei Culcita ist die Theilung noch weiter vorgeschritten; jeder Ast stellt einen traubig gelappten Schlauch vor. (Ueber den Darmcanal der Seesterne vergl. Müller und Troschel op. cit.)

Durch diese Ausbildung zu drüsenartig gelappten Organen treten die Blindsäcke näher an die bei den Holothurien vorhandenen Verhältnisse heran. Die bei den Seesternen nur selten vorhandene Reduction in der Zahl (auf 2) ist hier constant, und wenn auch die in der Aufnahme von Wasser bestehende Function im Vergleich mit der mehr secretorischen Bedeutung der Asterienblindsäcke eine geänderte ist, so ist doch die morphologische Uebereinstimmung schwer in Zweifel zu ziehen.

Kreislauforgane.

§ 108.

Die ernährende Flüssigkeit ist bei den Echinodermen immer vom Darmcanal gesondert, sie ist gleich jener der meisten Würmer, nicht mehr Chymus wie bei den Cölenteraten, sondern kann der Blutflüssigkeit der höheren Thiere an die Seite gesetzt werden. Sie besteht überall aus einem klaren oder leicht opalisirenden seltener getrübten oder auch gefärbten Fluidum, welches höchst wahrscheinlich mit von aussen eingeführtem Wasser vermischt ist. In dieser Flüssigkeit enthaltene Formelemente sind einfache Zellen, wie sie auch sonst als »Blutkörperchen« wirbelloser Thiere vorkommen.

Als Blutbahn dient erstlich ein besonderes Canalsystem, dann aber auch der die Eingeweide umschliessende Leibeshohlraum, der auf eine noch nicht ermittelte Weise mit der geschlossenen Blutbahn communicirt.

Eine vollständige Erkenntniss des die Kreislauforgane bildenden Canalsystems ist bis jetzt noch nicht ermöglicht, und es sind wesentlich die Untersuchungen Tiedemann's, die auch hier die Unterlage bilden, auf der Joh. Müller, oftmals verbessernd, fortgebaut hat.

Der ganze Apparat folgt in seiner Anordnung der radiären Anlage. Er wird in der Hauptsache aus einem den Anfangstheil des Darms (Mund oder Speiseröhre) umkreisenden Canale dargestellt, der theils vom Darme kommende Gefässe aufnimmt, theils mit einem anderen Blutgefässringe in Verbindung steht. Dieser Verbindungscanal erscheint als ein pulsirender Schlauch und ist einem Herzen gleich zu setzen. Von den Ringcanälen treten radiäre Aeste ab. Da die Beziehungen des Blutgefässystems zu Athmungsorganen noch keineswegs festgestellt sind, so kann von einer Scheidung in eine arterielle und venöse Bahn noch keine Rede sein; die ganze Einrichtung scheint vielmehr darauf zu zielen, die vom Darm aus gebildete Ernährungsflüssigkeit in den übrigen Körper überzuführen und sie dort zu vertheilen, wo zugleich für die Vermittelung des Gasaustausches überall Anordnung getroffen ist.

Die Zartheit der Wandungen dieses Gefässystems, welches darin einem anderen Apparate, dem Wassergefässysteme, gleichkommt, erschwert die Einsicht in die Verbreitungsweise, und wenn man früher die beiden Gefässysteme als scharf von einander geschieden annahm, so besteht gegenwärtig wieder Grund zu entgegengesetzter Meinung. Der Zusammenhang beider Systeme stellt sich als immer wahrscheinlicher heraus.

Bei den *Asteroiden* steht ein den Mund umziehendes dicht am Nervenring belindliches Ringgefäss mit einem unter dem dorsalen Perisom um den After laufenden Ringcanale durch ein schlauchförmiges Herz in Verbindung. Von den Ringgefässen treten Canäle sowohl an den Darm, als zu den Armen, doch bleibt deren ferneres Verhalten noch aufzudecken.

Für die *Echinoiden* ist der als Mundgefässring bezeichnete Canal dicht mit dem entsprechenden Wassergefäss verlaufend, am Ende des Kauapparates angebracht. Von ihm erstreckt sich ein schlauchförmiges Herz zum

Analringe, der dicht am Skelete gelagert ist. Von beiden Ringen aus gehen Aeste zum Darmcanal.

Von den Blutgefässen der *Holothurien* sind nur solche, die den Darm begleiten, mit Sicherheit erkannt, während das Ringgefäss um den Schlund aufgelöst zu sein scheint. Die Darmgefässe verlaufen an entgegengesetzten Flächen und können in ein dorsales und ein ventrales gesondert werden. Das ventrale verzweigt sich in Aeste für eine der sogenannten Lungen, und daraus gehen wieder Gefässe hervor, die in einen andern Abschnitt des Bauchgefässes einmünden. Wo die Beziehung zu den baumförmigen Organen fehlt, bestehen einfache directe Verbindungen zwischen den verschiedenen Abschnitten des an den Darmschlingen auf- und absteigenden Bauchgefässes. Dasselbe gilt auch für die Synapten, bei denen durch den häufig einfacheren Verlauf des Darmcanals, sowie durch den Mangel baumförmiger Organe eine noch weitere Reduction des Gefässystems gegeben ist. Dass damit eine Aehnlichkeit des Gefässystems mit jenem mancher Würmer, so besonders der Gephyreen auftritt, ist mehrmals erkannt worden, aber ebenso bestimmt wird auch behauptet werden dürfen, dass es bei jener Aehnlichkeit sein Bewenden hat. Gegen eine Homologie spricht der Mangel eines vom Darme unabhängigen Ventralstammes, der bei den Gephyreen wie bei den Annulaten vorhanden ist. Ob die beiden Längsstämme des Darmes die einzigen sind, ist ungewiss, sicherer ist ihre Wichtigkeit, denn sie sind contractil und haben die Bedeutung von Herzen. Doch bleibt in rein analytischer Hinsicht, wie z. B. über Verbindungsweise etc. noch vieles zu erforschen.

Eine dem Blute ähnliche Flüssigkeit findet sich übrigens auch im Wassergefässysteme, ja sogar in der Leibeshöhle vor, wenn sie auch an letzteren Localitäten etwas modificirt sein soll.

Das Fragmentarische der Kenntniss des Gefässystems der Echinodermen gibt Anlass weitere Auseinandersetzungen differirender Meinungen zu unterlassen. Das Vorkommen derselben Formelemente im Inhalt des Wassergefässystems, wie sie im Blute sich finden, ist nur geeignet, jedes Urtheil über die Trennung beider Einrichtungen noch zurückzuhalten, denn der Umstand, dass der eine Apparat wimpernde Canäle besitzt, indess der andere (das Blutgefässystem) der Cilien entbehrt, reicht für sich nicht aus die Trennung zu constatiren. Es können Abschnitte eines und desselben Canalsystems verschieden organisirt sein. Aber auch die gegen die Vereinigung sprechenden Thatsachen dürfen nicht übersehen werden. Hier steht oben an die Entwickelung des Wassergefässystems (vergl. § 109), welche nicht gut auf das Blutgefässystem anderer Thierabtheilungen, besonders jenes der Würmer, bezogen werden kann. Wenn man den genetischen Zusammenhang der letzteren mit den Echinodermen beachtet, so wird eine Verbindung des Wasser- und Blutgefässystems nicht sehr wahrscheinlich, denn die dem Wassergefässystem der Echinodermen vergleichbaren Apparate der Würmer entstehen als getrennte Bildungen, sind niemals Theile, Abschnitte des circulatorischen Apparates.

Am unvollkommensten ist der Gefässapparat der *Ophiuren* erkannt. Für die *Crinoiden* besteht ein im Grunde des Kelches verborgenes Säckchen, welches als Centralorgan angesehen wird. Es soll sowohl in die hohle Axe der Arme, als auch bei Comatula in die Cirren und bei Pentacrinus in den Stiel Aeste absenden.

Der als Herz bezeichnete Schlauch der *Echiniden* ist bei Cidaris ein weiter gerader Canal mit dicken Wänden, bei Echinus weist er cavernöse Structur auf. Sein Verlauf entspricht dem des Steincanales und da wo dieser von der Madreporenplatte entspringt, inserirt er sich in den analen Gefässring. Der Herzschlauch scheint nicht frei in der Leibeshöhle zu liegen, da er von einer zarten homogenen, aber Wimpern tragenden Haut umhüllt wird, unter welcher dieselben Zellen wie in den Blutgefässen wahrgenommen sind (LEYDIG, A. A. Ph. 1854. S. 311).

Den Synapten hat BAUR (op. cit.) ein ausserhalb des Darmcanals liegendes Blutgefässsystem abgesprochen, während von JOH. MÜLLER ein unter der den Mund umgebenden Haut liegender, meist pigmentirter Gefässring mit Verzweigungen angegeben wird. So bei grossen Synapten (S. Beselii, S. Lappa). Dieser Gefässring soll nach BAUR blos ein zwischen Perisom und Nervenring liegender Hohlraum sein, und die Längsstämme der Körperwand seien Nerven. Auch SEMPER (Reisen im Archipel der Philippinen) stellt den Schlundgefässring in Abrede und lässt ihn durch ein Geflechte dargestellt sein. – Diesen verschiedenen Auffassungen gegenüber dürfte ein Verhältniss nähere Berücksichtigung verdienen, nämlich das sogenannte Neurilemm, welches eine ansehnlich dicke Scheide bildet. Durch LEYDIG's Beobachtungen (A. A. Ph. 1862. S. 403) ist für Würmer die Einlagerung des Bauchmarkes in ein Blutgefäss nachgewiesen. Bei der Homologie des Bauchnervenstranges der Würmer mit den Ambulacralnerven der Echinodermen dürfte jene Beobachtung von grosser Wichtigkeit sein. Es erhebt sich darauf hin die Frage, ob die Verschiedenartigkeit der Angaben bezüglich des Nervenrings und der radialen Stämme nicht darauf beruhe, dass in dem einen Falle das Continens, in dem anderen das Contentum berücksichtigt ward. Durch Injection oder Aufblasen des perineuralen Raumes, der ein Blutgefäss vorstellt, kann die Existenz des letzteren, sowie durch Zergliederung der Nerv zur Anschauung gekommen sein.

An den Darmgefässen der Chirodoten (Ch. pellucida) hat SARS eigenthümliche Ausbuchtungen, die zuweilen in Form gelappter Anhänge erscheinen, beobachtet.

Wassergefässsystem.

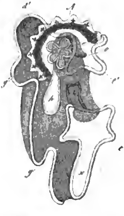
§ 109.

Bei der Darstellung der Ambulacra und der damit in Verbindung stehenden über die Oberfläche des Perisoms sich erhebenden Gebilde, ist eines Apparates gedacht worden, dessen augenscheinlichste Function in der Einführung von Wasser besteht. Mit dem umgebenden Medium communicirende Oeffnungen besorgen die Aufnahme des Wassers, welches in ein complicirtes Canalsystem tritt, um von da aus den ambulacralen Gebilden zugeleitet zu werden, und selbe in den Zustand der Erection zu versetzen. Wie diese Einrichtung, z. B. die Schwellung der Saugfüsschen, auf die Locomotion influenzirt, ist gleichfalls oben auseinander gesetzt. Es gibt aber auch noch andere, bei der Locomotion unbetheiligte Gebilde, z. B. die Tentakel der *Holothurien*, welche dennoch von diesem Wassergefässsysteme versorgt werden, und die deshalb den Ambulacral-Bildungen im Allgemeinen zugezählt werden müssen; daraus geht aber auch hervor, dass die Bedeutung dieses Apparates eine mehrfache ist, so dass wir ihn als eine im Baue der Echinodermen mit begründete, typische Einrichtung betrachten müssen, die selbst

in jenen Fällen nicht fehlt, wo von einer Locomotion durch Saugfüsschen, wegen des Fehlens der letzteren, keine Rede sein kann. Dass er einen Theil des Blutgefässystems ausmacht, ist bereits oben als wahrscheinlich hingestellt worden. Diese, übrigens noch nicht festgestellte Beziehung, kann für jetzt noch kein Grund sein, das Wassergefässystem nicht selbständig zu betrachten, zumal ihm durch die Entwickelung eine solche Stelle gesichert ist.

In den Larven der Echinodermen erscheint das Wassergefässystem als ein glasheller, an seiner Innenfläche wimpernder Schlauch, der auf dem Rücken der Larve mit einem wulstig gerandeten Porus ausmündet. Er entsteht — wie von A. Agassiz bei den Asterien nachgewiesen ist — aus zwei vom Darmcanal der Larve sich bildenden Divertikeln, die sich abschnüren und so ein paariges zur Seite des Larvenmagens gelagertes Gebilde vorstellen. Beide Anlagen vereinigen sich unter einander auf dem Rücken der Larve, und nun formt sich die Communication nach aussen. Häufig tritt eine ungleiche Entwickelung der beiden Hälften des Schlauches auf. Die Form des immer blindgeendigten Schlauches ist verschieden, bald ist er einfach, bald getheilt. Immer liegt er mit seiner Hauptmasse in der Nähe des Larvenmagens, wenn er auch zuweilen, wie bei gewissen Seesternlarven (Brachiolaria), sich mit zipfelförmigen Verlängerungen in Fortsätze des Larvenkörpers hinein erstreckt. In diesem Zustande hat das Organ grosse Aehnlichkeit mit Einrichtungen bei Larven von Würmern (Sipunculiden).

Fig. 83.

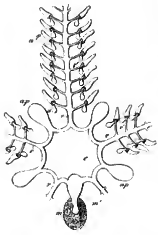


Mit der Anlage des Echinoderms in der Larve (Fig. 83. *A*) wird der Schlauch allmählich vom Perisom umwachsen, und es ändert dieser Theil dann seine Form, indem er in eine fünfstrahlige Rosette (Fig. 83. *i*) auswächst. Durch allmähliche Lagerungsveränderungen kommt dieser Abschnitt, der immer noch mit dem Rückenporus nach aussen mündet, auf die ventrale Fläche der Anlage des Echinoderms zu liegen, und nun entwickelt sich jedes Blatt der Rosette in einem länger gestreckten Canal, der sich mit seitlichen Ausstülpungen besetzt. Es gleicht so einem Fiederblatte, und stellt die Anlage des auf ein Ambulacrum treffenden Wassergefäss-Abschnittes vor. Bei den Holothurien bildet die gleiche rosettenförmige Anlage die Mundtentakel, deren Beziehung zum Ambulacralsystem schon dadurch unzweifelhaft wird. Die ferneren wichtigeren Vorgänge betreffen den ventralen Theil der Rosette, an welchem die Canäle der fünf Blätter zusammenmünden. Dieser wandelt sich in

Fig. 83. Asterienlarve (*Bipinnaria*) mit knospendem Echinoderm. *e e' d' g g'* Fortsätze des Körpers, jenen homolog, die in Figg. 73 und 74 gleiche Bezeichnung tragen. *b* Mund. *o* After der Larve. *A* Anlage des Echinoderms. *h* Wimpernder Schlauch. *i* Ambulacralrosette (Anlage des Tentakelkranzes). (Nach J. Müller.)

einen Ringcanal um, der auch ferner als Centraltheil des Apparates fortbesteht, indess die in den Blättern der Rosette angelegten Canäle radiär auswachsen, und sich unter Vermehrung ihrer Seitenäste über die gleichfalls grösser werdenden Ambulacren erstrecken. Von diesen während der Entwickelung des Echinodermenkörpers sich bildenden Einrichtungen lassen sich die Zustände des Erwachsenen unmittelbar ableiten. Aus den primitiven Wimperschläuchen hat sich ein verzweigter Gefässapparat (Fig. 84) entwickelt, dessen Enden mit dem Saugfüsschen *(p)* und anderen ähnlichen Fortsätzen in directer Verbindung stehen, da sie aus den blindgeschlossenen Enden der Wassercanäle hervorgehen. Die radialen Hauptstämme dieses Systems communiciren mit einander durch den Ringcanal *(c)*, und dieser selbst wieder steht mit dem umgebenden Medium in Verbindung. Diese kommt auf eine verschiedene Weise zu Stande. Bei Differenzirung des Echinoderms in der Larve bleibt jener Theil der Anlage des Wassergefässystems, der vom Echinodermenkörper aufgenommen wird, an einer Stelle mit dem Perisom in Verbindung und dort entwickelt sich eine poröse Kalkplatte — die *Madreporenplatte (m)*, welche mit dem Lumen des verbindenden Canalabschnittes in Communication steht. Der von der Madreporenplatte zum Ringcanale führende Gang *(m')*, der gleichfalls ein Stück des primitiven Wassergefässystems ist, besitzt häufig kalkige Einlagerungen und wird demgemäss als Steincanal bezeichnet. Durch die siebförmig durchbrochene Madreporenplatte wird Wasser in den Steincanal, von da in das Ringgefäss eingeführt.

Fig. 84.



Das Verhalten der *Madreporenplatte* zum primitiven Wassergefässystem ist sehr verschieden, je nachdem ein grösserer oder geringerer Theil des letzteren in das Echinoderm mit übergenommen wird. Auch der ganze primitive Apparat kann ins Echinoderm übergehen, und dann wird die Madreporenplatte nahe am Rückenporus der Larve entstehen, oder dieser selbst geht in sie über. Der dem Steincanal entsprechende Abschnitt verbindet sich jedoch nicht überall mit dem Perisom. Bei den Holothurien löst sich die Verbindung nahe am Rückenporus der Larve; letzterer schwindet, und der Steincanal

Fig. 84. Schematische Darstellung des Wassergefässystems eines *Seesternes*. *c* Ringcanal. *ap* Poli'sche Blasen. *m* Madredorenplatte. *m'* Steincanal. *r* Radiär angeordnete Hauptstämme Ambulacralcanäle). *r'* Seitliche Verzweigungen. *p* Saugfüsschen. *a* Ampullen derselben (die Ambulacralcanäle mit ihren Anhängen sind zum Theil gezeichnet.

hängt frei in die Leibeshöhle, und nimmt von hier aus durch einen sehr complicirten porösen Endapparat Wasser auf.

Den in Vorstehendem gegebenen Grundzügen der Einrichtung des Wassergefässsystems müssen noch Complicationen beigefügt werden, die durch contractile Ausstülpungen der Wassercanäle gegen die Leibeshöhle zu entstehen. Diese sind mehrfacher Art, und zwar grössere birnförmige Blasen (Fig. 84. *ap*) am Ringcanale, die als Poli'sche Blasen bezeichnet werden, dann noch an dem Uebergange der Ambulacralcanäle in die Saugfüsschen kleine, immer in die Leibeshöle ragende *Ampullen* (Fig. 84. *u*), die als Erweiterungen oder Ausstülpungen der Ambulacralcanaläste genommen werden können. Sie besitzen einen cavernösen Bau. Beiderlei Gebilde dienen als Behälter für das in den Canälen strömende Wasser, derart, dass bei einer Einziehung der Saugfüsschen sich immer deren Ampullen füllen, sowie bei einer Ausstreckung derselben zunächst das Wasser der Ampullen sie schwellt. Was die Ampullen für die einzelnen Saugfüsschen sind, leisten die Poli'schen Blasen des Ringcanals für das gesammte Canalsystem, so dass hierdurch eine viel rascher erfolgende Action der Ambulacralgebilde, sei es Schwellung oder Retraction, möglich ist, als wenn das zur Erection jedes einzelnen Füsschens nothwendige Wasserquantum bei jeder Ausdehnung erst von aussen her durch den Steincanal oder die Madreporenplatte eingenommen werden müsste. — Dieser Thätigkeit der Ampullen der Saugfüsschen und der Poli'schen Blasen des Ringcanals entspricht auch die Contractilität ihrer Wandungen, in denen eine Muskelschicht nachgewiesen ist. Ausserdem sorgt noch ein überall im Wassergefässsystem verbreitetes Flimmerepithelium für die Vertheilung und den steten Wechsel des Wassers, so dass also hiermit auch respiratorische Functionen erfüllt werden.

Die Entwickelung des Wassergefässsystems aus dem Darmcanale der Larven lehrt den letzteren vollständiger als ein Primitivorgan kennen. Es scheinen jedoch hier noch Complicationen vorzukommen, die von A. Agassiz (Contributions, V. S. 11) nicht in Betracht gezogen wurden. A. Agassiz erklärt nämlich die beiden von ihm entdeckten Anlagen des Wassergefässsystems als gleich den von Joh. Müller bei vielen Echinodermenlarven zur Seite des Mitteldarmes beobachteten Massen, über deren Bedeutung der letztere kein bestimmtes Resultat erzielte. Diese unerklärten Körper finden sich nun auch an solchen Larven, die bereits mit einem vollständig entwickelten Wasserschlauche versehen sind. Die Anlage des mit dem Rückenporus ausmündenden Abschnittes des Wassergefässsystems kann also nach dieser Sachlage nicht vom Darmcanale ausgehen. Entweder sind die Müller'schen Körper (die auch als wulstförmige Organe bezeichnet wurden) nicht die von Agassiz gesehenen Anlagen des Wassergefässsystems, vielmehr etwas ganz Verschiedenes, oder sie sind vom Darme abgeschnürte Theile, und entsprechen den Agassiz'schen Anlagen. Im ersteren Falle ist die Entwickelung des Wassergefässsystems eine andere, und die Beziehung zum Larvendarme wird wieder in Frage gestellt. Der andere Fall dagegen zwingt zu der Annahme einer Entstehung des Wassergefässsystems von zwei Seiten her. Sowohl vom Darme aus bilden sich Anlagen und zwar in symmetrischer Anordnung, als auch unabhängig vom Darme, vom Rücken der Larve her.

Der letztere Abschnitt ist dann nach Müller's Beobachtungen der früher sich differenzirende, er stellt den Wasserschlauch vor, der, noch bevor er mit den vom Darme her gebildeten Theilen zusammengetreten ist, eine vollkommene Ausbildung erreicht hat.

Demzufolge würde das Wassergefässystem der Larven aus zwei Theilen sich bilden. Der von aussen her entstehende ist der von MÜLLER, der vom Darme gelieferte der von A. AGASSIZ entdeckte Abschnitt. Der letztere erscheint für die Echinodermen eigenthümlich, indess der erstere dasselbe Organ vorstellt, wie es auch bei den Würmern erscheint. So sehr aber der ausgebildete Apparat des Wassergefässystems durch seine Eigenthümlichkeiten sich auf eine isolirte Stufe zu stellen scheint, so wenig ist in seiner Anlage der Zusammenhang mit dem Excretionsorgane der Würmer zu verkennen, wenn wir dieses uns gleichfalls in seiner einfachen Form vorstellen.

§ 110.

Das im vorigen Paragraph Auseinandergesetzte hat am vollständigsten seine Geltung für die *Seesterne*. Bei diesen, wie bei Astrophyton, inserirt sich der Steincanal immer an einer Madreporenplatte, die in der Regel auf der Dorsalseite in einem Interradius des Körpers liegt. Auch eine Mehrzahl von Madreporenplatten (2 — 5) sowie eine dem entsprechende Vermehrung des Steincanals, kommt in einzelnen Fällen vor, doch wechselt dies Verhältniss selbst bei den Arten der einzelnen Gattungen. — Der Steincanal verläuft immer in der Nähe des herzartigen Schlauches. Die Ambulaeralcanäle laufen — wie oben beim Hautskelet angedeutet — über dem Skelete der Arme, in die Ambulacralfurche eingesenkt, und senden hier ihre Aeste an die zwischen den seitlichen Fortsätzen der Wirbelstücke des Ambulacralskelets entspringenden Füsschen, während die Ampullen der letzeren durch die Spalten zwischen den Wirbelstücken hindurchdringen und so ins Innere der Arme zu liegen kommen. Auch die Anzahl der Poli'schen Blasen variirt.

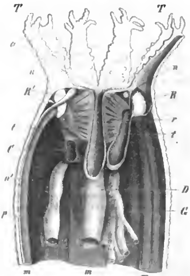
Bei den *Ophiuren* inserirt sich der Steincanal an einem der den Mund umgebenden Plattenstücke, welches jedoch nicht als Madreporenplatte gebaut ist, so dass der Steincanal selbst das Wasser aus der Leibeshöhle aufnimmt. Am Ringcanale erweitert sich der Steincanal ampullenartig, und fügt sich in einen interradialen Abschnitt ein. Den Saugfüsschen fehlen die Ampullen. Aehnlich wie die Asteroiden scheinen sich auch die *Crinoiden* zu verhalten, bei denen nur ein Ringcanal genauer bekannt ist.

Im Anschlusse an die Seesterne stehen die *Echinoiden*. Die Madreporenplatte liegt immer am aboralen Pole; entweder ist eine der Genitalplatten, oder deren mehrere, oder es ist auch noch eine Intergenitalplatte zur Madreporenplatte umgewandelt, oder sie stellt endlich eine besondere Platte vor (bei den *Clypeastriden)*. Der Steincanal erscheint bald weich *(Echinus)*, bald mit festen Wandungen versehen (*Cidaris)*. Der mit fünf Poli'schen Blasen versehene Ringcanal liegt bei den Seeigeln an der Basis des Kauapparates und sendet die Ambulacralcanäle abwärts, von wo sie dann an die Ambulacren ausstrahlen. An der Innenseite der Schale, einem jeden Ambulacralfelde entlang verlaufend, vertheilen sich die Aeste der Ambulacralcanäle an die Poren und versorgen, ampullenartige Erweiterungen (Fig. 87. *a*) bildend, die hier entspringenden Saugfüsschen oder deren Aequivalente.

Durch die Loslösung des später als Steincanal fungirenden Verbindungsstückes vom Perisom der ins Echinoderm übergehenden Larve, wird bei den

Holothurien und *Synapten* ein von den übrigen Echinodermen abweichendes Verhalten erreicht. Die Wände des frei in die Leibeshöhle hängenden Steincanals sind bald weniger, bald mehr verkalkt und bilden im letzten Falle eine starre Kapsel. Gewöhnlich zeichnen die Verkalkungen die porösen Stellen des Canals aus, und wiederholen so die Bildung der Madreporenplatte im Innern. Bei Verästelungen des Steincanals tragen die Enden jedes Astes jene porösen Stücke, und so entstehen durch Vervielfältigung traubenförmige Gebilde, die einer Summe um den Steincanal gruppirter Madreporenplatten zwar functionell gleichwerthig sind, aber keineswegs als ächte Madreporenplatten gelten dürfen. Wie die Einrichtung der einzelnen Steincanäle verschieden ist, so wechselt auch ihre Zahl. Häufig ist nur einer vorhanden, in anderen Fällen, vorzüglich bei Synapten, kommen deren zahlreiche vor, die am Umfange des Ringcanals vertheilt sind. Ebenso wechselt die Zahl der auch hier nicht fehlenden Poli'schen Blasen (Fig. 85. *p*).

Fig. 85.



Die vom Ringcanal *(C)* abgehenden Canäle verlaufen innerhalb des Kalkringes *(R)* nach vorne, und treten, nach der Tentakelzahl sich verzweigend, zu den Mundtentakeln *(T)*, wo mit jedem eine den Ampullen der Saugfüsschen entsprechende blindsackartige Verlängerung in Verbindung steht. Diese ist ansehnlich bei den Holothurien, und liegt nach aussen vom Kalkring, nur wenig entwickelt ist sie bei den Synapten (vergl. Fig. 85), wo sie dieselbe Lagerung bewahrt. Die Mundtentakel der Holothurniden sind somit gleichfalls ambulacrale Gebilde, sowie sie auch bei der Differenzirung des Wassergefässystems eine ähnliche Anlage zeigen wie die Ambulacralrosetten (vergl. Fig. 83) der Seesterne. Mit diesen zu den Tentakeln tretenden Fortsätzen des Ringcanals schliesst das Wassergefäss-

Fig. 84. Längendurchschnitt des vordern Körpertheils der *Synapta digitata*. *R R'* Kalkring. *r* Davon ausgehende Muskeln zum Schlunde. *o* Mundöffnung. *D* Darmrohr. *C* Ringcanal. *t* Canäle zu den Tentakeln *T*. *p* Poli'sche Blase. *n* Nervenring. *n'* Radialnervenstamm, den Kalkring *R'* durchsetzend. *m* Längsmuskelbänder. *G* Geschlechtsorgane. (Nach Baur.)

system der Synapten ab, während bei den Holothurien noch radiale Stämme zu den Ambulacren verlaufen. Sie zeigen jedoch bei den Molpadiden schon Rückbildungen, indem bei einzelnen der Ambulacren entbehrenden Gattungen blindgeendigte Fortsätze ins Integument sich erstrecken, die endlich andern fehlen.

Hinsichtlich einzelner Verhältnisse ist für die *Seesterne* zu bemerken, dass bei dem Vorkommen mehrfacher Madreporenplatten und Steincanäle eine besondere Eigenthümlichkeit der ersten Entwickelung des Wassergefässystems walten muss, die noch der Aufklärung entgegensieht. Wenn bei dem Bestehen nur einer Madreporenplatte, dieselbe da entsteht, wo der Rückenporus des Wassergefässystems der Larve sich vorfand, so ist anzunehmen, dass mehrfache Madreporenplatten einer mehrfachen Ausmündung auch in der Larve entsprächen. Da solche bis jetzt noch nicht beobachtet sind, so bleibt vorläufig nur die Möglichkeit, dass die Mehrzahl aus epigonalen Verbindungen sich bildet. Bei den Euryaliden liegt die Madreporenplatte in einem der Mundwinkel. — Am Steincanal erscheint die Verkalkung der Wandung nicht verschieden von der übrigen Solidification des Körpers. Die Kalkablagerungen bilden auch hier ein zierliches, feines Netzwerk. Sie sind ringweise geordnet, so dass der Steincanal dadurch eine Art von Gliederung besitzt. Ins Innere springt eine Längsleiste vor, von welcher zwei eingerollte dünnere Lamellen ausgehen, die ebenfalls verkalkt erscheinen. Die Windungen dieser Lamellen sind nach oben bedeutender als abwärts und an jenem Orte stehen sie, wie die Röhre selbst, mit der Madreporenplatte in Zusammenhang. (Vergl. Sharpey l. cit.) Sowohl der Steincanal als die Madreporenplatte zeigen durch ihren Bau, dass sie wie ein Filter fungiren. Die blasenförmigen Anhänge — Poli'schen Blasen — des Ringcanals fehlen zuweilen, und da, wo sie vorkommen, zeigen sie sich in Zahl und Volum sehr verschieden. Fünf besitzt Astropecten hispinosus; A. aurantiacus zeigt fünf aus 3—7 Blasen zusammengesetzte Büschel (nach Sharpey nur 4 Büschel). Fünf Paare kleinerer Bläschen besitzt Asteracanthion glacialis.

Die Ambulacralampullen der *Echinoiden* sind in die Quere verbreiterte platte Schläuche. Jedes Saugfüsschen steht damit durch zwei die Schale durchbrechende Oeffnungen in Zusammenhang. Nach Krohn (A. A. Ph. 1841) breitet sich in ihrer Wandung ein Gefässnetz aus, welches mit dem Blutgefässystem in Zusammenhang stehen soll. Von Leydig wurde jedoch das Vorkommen eines solchen Gefässnetzes in Abrede gestellt.

Vom Ringcanal der ächten *Holothurien* gehen fünf Canäle ab, die über dem Kalkringe sich wieder in je fünf (in Summa 25) Aeste auflösen. Von je fünfen tritt der mittlere Canal, über den Kalkring umbiegend, zur Körperwand, und vertheilt sich als Ambulacralcanal zu den Saugfüsschen. Die übrigen (20) Canäle nehmen ihren Weg zu den Tentakeln. Die Ambulacralampullen sind meist sehr klein. Die Tentakelampullen fehlen den Dendrochiroten; lange, dünne Blinddärmchen sind sie bei Holothuria und Molpadia, während sie bei Chirodotenarten sehr entwickelt sind. Die Poli'schen Blasen sind in verschieden grosser Zahl vorhanden und stellen längliche, in die Leibeshöhle herabhängende Blindschläuche vor. Eine besitzt Holothuria, Molpadia und ein Theil der Synapten (S. digitata und Lappa). Variabel an Zahl und Grösse sind sie bei Chirodota. Gegen 50 sind bei Synapta Beselii und S. serpentina vorhanden. Bei Cladolabes sogar gegen hundert.

Der Steincanal der Holothurien ist ein länglicher Sack mit kalkigen Wandungen, an denen eine Madreporenplatte fehlt. Die Wandung zerfällt in drei Lamellen, von denen die äusserste und innerste eine weiche von Poren durchsetzte Membran bildet, indess die mittlere aus einer Schichte verschieden gebogener Kalkleisten besteht, die von regelmässigen, zuweilen den Poren der weichen Membranen entsprechenden Lücken durchbrochen ist. Bei Pentacta und Anaperus ist der Kalksack fast ohne Poren, aber mit einer

gewundenen Spalte versehen. Einfach, weich, aber am Ende mit einer kronenförmigen Madreporenplatte versehen, ist der Steincanal der Cladolabes, bei Molpadia und Chirodota, ähnlich auch bei Synapta digitata und Lappa. Bei Synapta serpentina dagegen bestehen viele Steincanäle, deren jeder mit einer kleinen Kalkkrone endet.

Die Ambulacralgefässe der Holothurien stehen zuweilen ausser Verbindung mit Saugfüsschen. Ein Beispiel von einer solchen Auflösung der Verbindung durch Anpassung gibt Psolus ab, wo mit der Ausbildung eine Sohlfläche am Körper von den fünf Ambulacren nur die drei an der zur Sohle verwendeten Körperfläche liegenden fortbestehen, während doch fünf Wassergefässstämme vorhanden sind.

Als eigenthümliche morphologisch und physiologisch unverstandene Gebilde sind traubige Anhänge am Ringcanal der Asterien und Holothurien anzuführen, die vielleicht mit den von Baur als Gehörbläschen gedeuteten Bildungen übereinstimmen. (Vergl. § 105.)

Athmungs- und Excretionsorgane.

§ 111.

Als Athmungswerkzeuge muss eine grosse Reihe den verschiedensten Systemen angehöriger Organe betrachtet werden. Vor allem ist wohl hier das Wassergefässsystem mit seinen ambulacralen Anhangsgebilden anzuführen, indem gerade dieser Apparat durch seine vielfachen Verzweigungen im Innern des Körpers, durch die, vermittelst der Bewimperung der Innenfläche seiner Canäle angeregte stete Erneuerung von Wasser, sowie endlich durch die Bespülung seiner äusseren, sehr oft wirklich kiemenartig gestalteten Anhänge (z. B. der Kiemenfüsschen) alle Anforderungen zu erfüllen scheint. Da jedoch die feinere Vertheilung des Blutgefässystems bis jetzt fast gar nicht gekannt ist, so bleibt in der Bestimmung der Organe als Athemwerkzeuge eine bedeutende Lücke, und es ist über die Frage, wo die Athmung vollzogen wird, noch nicht endgültig zu urtheilen.

Wenn daher dennoch von Athemorganen die Rede ist, so sind darunter nur solche Einrichtungen verstanden, bei denen eine respiratorische Function möglich, oder auch wahrscheinlich ist.

Zunächst müssen hier die Communicationen der Leibeshöhle mit dem umgebenden Medium in Betracht kommen. Bei allen Echinodermen findet nämlich auf eine bis jetzt noch nicht überall erkannte Weise ein Wasserzutritt in die Leibeshöhle statt, so dass alle inneren Organe gleichmässig von Seewasser bespült werden, was besonders für die am Darmcanale verlaufenden Blutgefässe (bei *Holothurien*, *Synapten* und bei *Echinus* am genauesten erkannt) von Bedeutung ist. Hierzu kommt noch ein überall in der Leibeshöhle, sowohl an den Wandungen derselben als auch auf den in jener liegenden Organen verbreiteter Wimperüberzug, durch welchen eine stete Strömung und ein rascherer Wechsel des Wassers unterhalten wird, und der also einen gerade für die Athmung wichtigen Factor abgibt. Wichtig für die Athmung ist aber auch noch der Umstand, dass in der Leibeshöhle, wenigstens bei *Echinus*, eine Mischung mit Blutflüssigkeit zu Stande kommt. Bei den Ophiuren wie bei Astrophyton wird die Wassereinfuhr durch die soge-

nannten Genitalspalten vermittelt, für welche bei den übrigen Echinodermen keine Homologa erkannt sind.

Mit der Leibeshöhle steht bei verschiedenen Echinodermen eine Anzahl von hohlen, blinddarmartigen Gebilden in Verbindung, die über die Oberfläche des Körpers hervorragen, und somit von innen und aussen her von Wasser bespült werden. Von den ambulacralen Gebilden (Saugfüsschen, Tentakel u. s. w.) unterscheiden sie sich wesentlich durch den mangelnden Zusammenhang mit dem Wassergefässysteme. Solche Gebilde sind einmal die auf der dorsalen Fläche der *Seesterne* vorhandenen zahlreichen Blinddärmchen, die bei Pteraster sogar mehrfache Ausstülpungen besitzen, sowie zweitens die sogenannten (den *Spatangen* fehlenden) Hautkiemen der *Echiniden*, die als fünf Paar in der Nähe des Mundes angebrachte contractile Bäumchen sich darstellen. —

Während diese Gebilde mehr in untergeordneter Weise mit der Athemfunction zusammenhängen, und auch morphologisch minder wichtig sind, können die bereits oben vorgeführten b a u m f ö r m i g v e r ä s t e l t e n O r g a n e die bei den *Holothurien* in die Cloake münden, bestimmter hieher gezählt werden. Dass aber auch hier die Verhältnisse nicht ganz einfach liegen, geht aus den Beziehungen dieser unrichtigerweise als »Lungen« bezeichneten Organe hervor. Nur das eine der beiden Organe hat nämlich einen Zusammenhang mit dem Blutgefässnetz erkennen lassen, indess der andere, nur an die Körperwand befestigt, in die Leibeshöhle ragt. Doch ist von Joh. Müller vermuthet worden, dass vom Ende des Darmes aus an beide Organe Blutgefässe treten möchten. Immerhin ist die erwiesene Thatsache der Aufnahme (vergl. S. 327) und des Ausstossens von Wasser für die eine respiratorische Function von nicht gering anzuschlagendem Werthe.

Die reichen Verästelungen dieser Organe reduciren sich bei einzelnen Holothuroiden. Bei fusslosen Gattungen, wie bei Molpadia (M. borealis), sind sie nur streckenweise mit kurzen verästelten Blinddärmchen besetzt. Noch einfacher erscheinen sie bei Echinocucumis (E. typicus), wo sie lange, dünne, mit nur einem kurzen Aste versehene Schläuche vorstellen. Diese Rückbildung führt zu den bei *Synapten* vorhandenen, freilich bis jetzt nur unvollständig erkannten Einrichtungen. Längs der Mesenterialinsertion finden sich in Längscanäle führende Wimperorgane von trichterförmiger oder pantoffelförmiger Gestalt, die wohl als Umbildungen der verästelten Organe der Holothurien betrachtet werden müssen. Da jene Wimperorgane die in die Leibeshöhle offenen Mündungen der Längscanäle vorstellen, so dient die ganze Vorrichtung wohl der Ein- und Ausfuhr von Wasser in die Leibeshöhle.

Ob diese Organe ausser den Holothuroiden noch anderen Echinodermen zukommen, ist zweifelhaft. Am ehesten könnten die radialen Blindschläuche am Darmcanal der Asteriden damit zusammengestellt werden. Um so bestimmtere Anknüpfungen finden sich unter den Würmern bei den Gephyreen (s. oben S. 261), deren mit der Cloake verbundenes Excretionsorgan (Bonellia) dieselben Beziehungen darbietet.

Die gesammten hieher gehörigen Apparate scheiden sich, wie bereits ersichtlich, in zwei grosse Gruppen, die einen sind Verlängerungen über die Körperoberfläche, die anderen stellen Verzweigungen von Canälen oder Blinddärmen vor, welche in die Leibeshöhle einragen.

Die erste Gruppe scheidet sich in zwei Abtheilungen. Eine davon bildet einen Theil des Ambulacralsystems, Fortsätze des Wassergefässsystems treten in sie ein. Hieher zählen die Saugfüsschen und ihre Modificationen, Ambulacralkiemen der Spatangen und Clypeastern, Tentakel der Holothurien. Die andere Abtheilung umfasst die sogenannten Hautkiemen der Seesterne und Echiniden.

Die zweite Gruppe zerlegt sich wieder in zwei Abtheilungen. Die eine davon stellt die verästelten Blindschläuche der Holothurien vor, die andere die mit Wimpertrichtern in die Leibeshöhle ausmündenden Canäle der Synapten.

Die Bedeutung der Hautkiemen am Rücken der *Seesterne* gibt sich durch die bei Pteraster bestehende Wasserzufuhr kund, die hier mit einer Reihe anderer kleiner Modificationen aus einer Anpassung hervorging. Durch die Vereinigung der Paxillenenden zu einer vom Niveau des Integuments abstehenden Membran wird ein die Rückenfläche überziehender Hohlraum gebildet, in welchen die Hautkiemen einragen. Eine der Afteröffnung gegenüberliegende Oeffnung in dem durch die Paxillen gestützten äusseren Schirmdache führt in diesen Raum und lässt einen durch Bewegungen des Schirmdaches eingetriebenen Wasserstrom das kiementragende Dorsalintegument bespülen. Diese Wasserzufuhr gibt im Zusammenhalte mit der höheren Differenzirung der Hautkiemen der ganzen Vorrichtung einen höheren functionellen Werth. (Vgl. Stimpson, Synopsis of the marine invertebrata of Gr. Manan. Smiths. Inst. 1853, ferner Sars, Norges Echinodermer S. 50, der das ganze Verhalten erst aufklarte.)

Die baumförmigen Organe der Holothurien zeigen bei einzelnen eine Vermehrung. Bei *Molpadia* (M. Chilensis) ist der eine der beiden langen Bäume getheilt, auch kleinere Bäumchen gehen von dem Enddarm aus. Die mit Wimpertrichtern besetzten Canäle der Synapten sind von Sars (op. cit.) bei Chirodoten beschrieben worden, doch ist deren Verbindung mit anderen Theilen noch unbekannt. Die Wimpertrichter, an der Mündung einseitig in eine Lamelle ausgezogen, stehen in einer dichten Reihe, oft mehrere bei einander, ja sogar in Büscheln, an jedem der Längsgefässstämme. Sie entsprechen den durch Müller und Leydig (A. A. Ph. 1852 u. Lehrb. der Histologie S. 391) bekannt gewordenen »pantoffelförmigen Organen« von Synapta digitata, so dass hier eine weiter verbreitete Einrichtung vorliegt.

Die Frage ist nun, ob diese mit offenen Mündungen versehenen Organe der Synapten den baumförmigen Organen der Holothurien homolog sind, an denen solche Mündungen in die Leibeshöhle unbekannt sind. Die Kenntniss der Ausmündung der bis jetzt nur von Chirodoten bekannten Längsstämme würde hier entscheiden können. (Die Angaben Semper's können hier nicht berücksichtigt werden, da sie alle unbestimmt lauten.) Für jetzt kann nur gesagt werden, dass die Homologie wahrscheinlich ist. Weniger scheint mir dabei das gegenseitig sich ausschliessende Vorkommen von beiderlei Organen ins Gewicht zu fallen, als die Verhältnisse der Lagerung. Die baumförmigen Organe der Holothurien liegen theilweise gleichfalls im Mesenterium, das eine davon ist sogar enger an die Körperwand gerückt, und nähert sich so der Lagerung der von Sars nachgewiesenen Längscanäle der Chirodoten. Molpadia bildet dabei eine wichtige Zwischenstufe, jedes der baumförmigen Organe ist durch eine Reihe von Fädchen der Länge nach an die Leibeswand befestigt. Man könnte so annehmen, dass dieselben Organe, die bei den Holothurien, entsprechend ihrer allseitigen dendritischen Verzweigung, in die Leibeshöhle vorspringen, bei den Synapten entsprechend der einseitigen Abgabe kurzer Zweige (der Wimperorgane), an der Leibeswand liegen bleiben. Doch bedürfen auch diese Verhältnisse durchaus einer neuen und gründlichen Untersuchung, zumal neuerdings für die

Wimpertrichter wieder ein Geschlossensein behauptet wurde (SEMPER Philippinen I. S. 536). Wenn dies nun auch der Fall sein sollte, so ist damit die Frage nach den Beziehungen dieser Organe noch keineswegs erledigt, und wir würden sie selbst als rudimentäre Gebilde noch den baumförmigen Organen der Holothurien gleich halten. Was das Geschlossensein der terminalen Zweige in dem einen, das Vorkommen von Mündungen in dem andern Falle angeht, so muss man das Verhalten der homologen Organe der Gephyreen hier mit berücksichtigen. Dort (bei Bonellia) besitzen die Organe den Habitus der baumförmigen Organe der Holothurien, und terminale Mündungen ihrer Zweige wie bei den Synapten. Sie vermitteln also beiderlei Zustände.

Die Vergleichung dieser Organe der Holothurien mit den bei Würmern bestehenden Einrichtungen weckt eine neue Frage, nämlich jene nach den Bedingungen des Auftretens der fraglichen Organe in der von den Würmern am weitesten entfernten Abtheilung. In dieser Beziehung kann angeführt werden, dass diese Erscheinung eine Verbreitung jener Organe bei den Stammformen der Echinodermen voraussetzen lässt. Bei den Seesternen erhalten sie sich als interradiale Schläuche, die gleichfalls nicht selten gelappte Bildungen besitzen und auch paarweise verbunden sein können. Ihre Vertheilung auf die einzelnen Arme entspricht der beziehungsweisen Selbständigkeit, welche hier die Antimeren noch besitzen, sowie ihre Reduction auf eine Minderzahl der Centralisation des Holothurienkörpers entspricht. Auch der Umstand, dass der ganze Holothurienorganismus aus der Larve selbst durch Umwandlung derselben hervorgeht, kann erklären, dass hier wie der Darm, so auch andere Organe nur für ein Individuum angelegt werden.

Besondere Absonderungsorgane, die an die Einrichtungen bei anderen Thierkreisen Anschluss bieten, sind zwar bei einigen Echinodermen erkannt, allein es treten hier so mannichfaltige Complicationen mit andern Organen und andern Functionen auf, dass ein einheitliches Bild von diesen Organen noch nicht zu entwerfen ist, um so mehr, als die Verrichtungen vieler Theile nicht im entferntesten offenbar wurden.

Bei den *Seesternen* sind die Wandungen der Interradialblindschläuche drüsig organisirt, und die nahe Lagerung dieser Theile am After lässt auf die excretorische Natur des Drüsenproductes schliessen. Die Schläuche, die, wenn auch weniger ausgebildet, afterlosen Seesternen (*Astropecten*) zukommen, müssen dann in derselben Bedeutung genommen werden.

Den Ophiuren, Crinoiden und Echinoiden fehlen Homologa dieser Gebilde der Asteriden, die bereits beim Darmcanal berücksichtigt wurden (vergl. § 107).

Unter den *Holothuroiden* sind die bei den Seesternen gleichartigen mit dem Enddarme verbundenen Anhänge in ungleichartige Gebilde differenzirt, oder es sind neue Zustände aufgetreten. Der einen Form dieser Anhangsgebilde, nämlich der verästelten wasseraufnehmenden Blindschläuche, ist bei den Athemorganen nähere Erwähnung geschehen. Sie scheinen keine secretorische Bedeutung zu besitzen. Dagegen kommen mit ihnen bei einigen Gattungen drüsenähnliche Organe vor, die von CUVIER zuerst beschrieben und nach ihm benannt sind. Sie zeigen verschiedene Formen, und erscheinen bald als blinddarmförmige, unverzweigte Röhren, die einzeln oder in

reichen Büscheln in die Cloake sich inseriren (*Bohadschia* u. a.), dann als traubige, aus zahlreichen, mit einem Stiele verbundenen Bläschen bestehend (bei *Molpadia*), und endlich fadenförmige Canäle, die wirtelartig mit gelappten Büscheln besetzt sind (*Pentacta* und *Muelleria*). Bei den ächten Synapten scheinen sie nicht vorhanden zu sein.

Weder die Structur noch die Function dieser Organe ist bekannt. Durch SEMPER's Beschreibungen (Reise nach den Philippinen. I. S. 136) erfahren wir, das es keine Drüsen sind.

Organe der Fortpflanzung.

Geschlechtsorgane.

§ 112.

Die bei den Würmern so verbreiteten ungeschlechtlichen Vermehrungsweisen sind bei den Echinodermen zurückgetreten, nachdem der Thierstamm selbst, wie wir oben aufstellten, als das Product einer Sprossung entstand. Eine Andeutung dieser Zeugungsform hat sich noch bei den Asteriden erhalten, freilich in ganz anderer Bedeutung: als Regeneration verloren gegangener Antimeren (Arme).

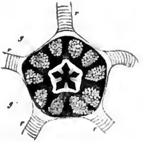
Auch in der geschlechtlichen Differenzirung findet sich ein Fortschritt angebahnt.

Fast alle Echinodermen — nur die Synapten sind ausgenommen — sind getrennten Geschlechtes und zeigen in der Anordnung der Organe eine Uebereinstimmung mit der radiären Körperform. Männliche und weibliche Organe zeigen dieselben einfacheren Formverhältnisse, und sind nur zur Zeit der Reife der Geschlechtsproducte leicht unterscheidbar, indem die Ovarien meist durch lebhaftere Färbung der Eier, gelb oder roth, vor den fast immer weiss erscheinenden Hodenschläuchen ausgezeichnet sind. Der Bau der Apparate ist einfach, Complicationen der Ausführwege fehlen, und ebenso Begattungsorgane, so dass das umgebende Wasser bei der Befruchtung die Vermittelungsrolle spielt. Im Ganzen besteht eine grosse Uebereinstimmung mit den bei Würmern vorhandenen Bildungen.

In Zahl, Anordnung, wie auch im specielleren Verhalten der Organe bieten sich die niedersten Zustände bei den *Asteroiden* dar. Hoden oder Eierstöcke erscheinen als röhrenförmige oder gelappte interradial befestigte Drüsenschläuche. Auf jeden Arm treffen so je zwei Gruppen, aus welcher gleichen Vertheilung der Organe auf jede Hälfte eines Armes für die ursprüngliche Bedeutung der Arme ein weiterer Beleg sich erkennen lässt (vergl. oben S. 304). Die Keimdrüsen beschränken sich hier entweder auf den Interradialraum bis zum Anfang des Armes, oder sie erstrecken sich längs der ganzen Armcavität bis nahe zur Spitze, im letzteren Verhalten auch eine Beziehung zu den Metameren kundgebend. Bei den afterlosen Seesternen entbehren die Schläuche der Ausführöffnungen, und die Zeugungs-

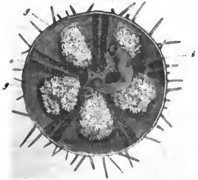
stoffe werden in die Körperhöhle entleert. Auf welchem Wege sie nach aussen gelangen, ist noch unermittelt. Bei anderen Seesternen öffnen sich die Keimdrüsen auf besonderen, durch feine Oeffnungen ausgezeichneten Platten (Siebplatten) in den Interradien des Rückens nach aussen, oder sie zeigen wie bei Pteraster einen einfachen Ausführgang mit einer spaltförmigen Oeffnung.

Fig. 86.



Die Anordnung und der Bau der Geschlechtsorgane der *Ophiuren* ist jener der Seesterne ähnlich. Die Geschlechtsdrüsen (Fig. 86. *g*), zu zweien in jedem Interradialraum, sind auf die Körperscheibe beschränkt, und scheinen ihre Producte auch hier in die Leibeshöhle zu entleeren, von wo sie wohl durch die an den Interradien der Bauchfläche befindlichen spaltartigen Oeffnungen nach aussen gelangen. Bei den lebendig gebährenden Ophiuren gibt sich in der Grösse dieser Spalten ein Anpassungszustand kund. Wie sich bei den Ophiuren die Organe auf die Körperscheibe zurückgezogen haben, so erscheinen sie, gleichfalls aus dem bei den Seesternen gegebenen noch indifferenten Verhalten ableitbar, bei den *Crinoiden* auf die Arme vertheilt. Sie nehmen hier die Pinnulae der Arme ein und entsprechen damit in ihrer Verbreitung der Gliederung der letzteren. Ihre Entleerung geschieht durch Dehiscenz.

Fig. 87.



Die bei Asteroiden jedem Radius paarig zukommenden Geschlechtsdrüsen sind bei den *Echinoiden* unpaare Gebilde geworden und damit drückt sich eine fernere Centralisation aus. Die Beziehung zum ursprünglichen Zustande ist nur noch aus der interradialen Vertheilung zu erkennen. Sie stellen reich verästelte, meist weit in die Leibeshöhle auf die Interambulacralfelder vorragende Drüsen (Fig. 87. *g*) vor, die auf den Genitalplatten (Fig. 77. *g*) ausmünden. Damit ist zugleich gegen die früheren

Fig. 86. Geschlechtsorgane einer *Ophiure* (Ophioderma longicauda). Rückenintegument und Verdauungsorgane sind entfernt. *r* Arme. *g* Ovarialtrauben.

Fig. 87. Geschlechtsorgane eines *Seeigels* (Echinus neapolitanus). Etwas mehr als die ventrale Hälfte der Schale ist weggenommen. *a* Ampullen der Ambulacren. *i* Letztes Darmstück. *g* Ovarialtrauben.

Formen eine grössere Differenzirung gegeben, die bereits in dem vorhin erwähnten Verhältnisse wahrzunehmen ist.

Ganz verschieden von den bisher aufgeführten Einrichtungen verhalten sich die Geschlechtsorgane der *Holothurien*. Hoden oder Eierstock stellen Büschel reich verzweigter Röhren vor, die sich zu einem gemeinsamen Ausführgange vereinigen. Des letzteren Mündung findet sich in der Nähe des Mundes, meist zwischen den Tentakeln. Die Beziehungen zu den Radien sind also hier aufgegeben, die sonst vertheilten Organe sind zu einem vereinigt, und durch den Ausführgang wird die bereits bei den Seeigeln gegebene höhere Stufe festgehalten.

Bei den *Synapten* stellen die Geschlechtsdrüsen, obschon im Allgemeinen nach dem bei den Holothurien gegebenen Typus geformt, Zwitterorgane vor. Die einzelnen schlauchförmigen Drüsen vereinigen sich zu einem gemeinsamen Ausführgange, der über dem Kalkringe nach aussen sich öffnet. In jedem Schlauche (bei S. digitata) entwickelt sich das Sperma auf der Innenfläche, indess die Eier darunter entstehen und bei voller Entwickelung ins Schlauchlumen vorspringende Längsstreifen vorstellen. Für beiderlei Producte dient ein gemeinsamer Ausführweg. Wenn dieser hermaphroditische Zustand als ein niederer angesehen werden muss, aus welchem im Allgemeinen die getrenntgeschlechtlichen Verhältnisse hervorgingen, so ergibt sich für die Synapten die interessante Erscheinung, dass sich bei ihnen der primitive Bau mit der primitiven Function der Keimdrüse erhalten hat, indess sowohl in der Beschränkung der Zahl als in der Complication mit einem Ausführgange für den Gesammtapparat grosse Umbildungen eingetreten sind. In dem feineren Theile der Einrichtung ist hier keine Differenzirung erfolgt, dagegen ist eine solche im Vergleiche zu Seesternen und Seeigeln in sehr gründlicher Weise an dem gröberen Verhalten aufgetreten.

Die Formelemente des Sperma sind bei allen Echinodermen ziemlich übereinstimmend, fadenförmige mit einem rundlichen Köpfchen versehene Gebilde. Die Eier, welche meist eine geringe Grösse besitzen, weisen feinkörnigen Dotter auf. Bei den Seesternen, Seeigeln und Holothurien sind sie ausser einer zarten Dotterhaut von einer dicken durchsichtigen Hülle umgeben. Bei den Holothurien besitzt diese eine complicirtere Structur. Sie bildet eine ziemlich dicke, fein radiärgestreifte Schichte, die an einer Stelle von einem bis auf den Dotter treffenden Canale (Mikropyle) durchsetzt wird. An der äussersten Fläche dieser Dotterhaut liegen Kerne. (Vgl. Joh. Müller Echinod. Entw. 4 Abhandlung, ferner Leydig A. A. Ph. 1854. S 307). Diese Bildung scheint dadurch zu Stande zu kommen, dass eine das Ovarium auskleidende Membran mit der Entwickelung der einzelnen Eier sich von diesen aus cuticula-artig verdickt, von jedem wachsenden Eie ins Lumen des Ovars vorgedrängt, und schliesslich mit dem Eie von der Ovarialwand abgeschnürt wird. Die Mikropyle entspricht der Verbindungsstelle mit dem Ovarium.

Die Anordnung der Geschlechtsorgane der *Asterien* zeigt folgende wichtigere Verschiedenheiten. Bei mehreren mit After versehenen Gattungen sind die Geschlechtsdrüsen in kleine Trauben vertheilt, die in zwei Reihen durch die Arme sich hinziehen. (Ophidiaster, Archaster, Chaetaster). Bei Ophidiaster finden sich gegen 12 Trauben in einer Reihe. Dicht gedrängt und bis ans Ende reichend sind sie bei Chaetaster gefunden worden. Unter den afterlosen Seesternen ist eine ähnliche Anordnung bei Luidia vorhanden. Das Vorkommen des gleichen Verhaltens in zwei Abtheilungen der Seesterne

begründet einen tieferen Zusammenhang. Diese Vermehrung der Genitalorgane wird als dem ursprünglichen Zustande am nächsten stehend zu betrachten sein. Die Rückbildung findet sich gleichfalls in beiden Abtheilungen. Astropecten besitzt die Genitalorgane zwar noch in mehrfachen selbständig befestigten Gruppen in jedem Interradialraum, aber sie sind auf diese Stelle beschränkt, und erstrecken sich nicht mehr in die Arme. Nur eine Gruppe zeigt Echinaster, Asteracanthion, Solaster, Asteriscus, Pteraster etc. in jedem Interradialraum. (Vgl. hierüber MÜLLER u. TROSCHEL op. cit.). Damit ergeben sich die Anknüpfungen an die Ophiuren. Die Frage nach der Ausleitung der Geschlechtsproducte der Seesterne kann nur auf neue Untersuchungen hin entschieden werden. Die Ausführgänge der Geschlechtsdrüsen aufnehmenden Siebplatten sind bei Solaster und Asteracanthion beobachtet.

Für die Ophiuren wurde der die Lappen oder Schläuche der Geschlechtsdrüsen vereinigende Stiel von RATHKE als Ausführgang gedeutet (Schriften der Naturf. Gesellsch. zu Danzig. III. 4), doch scheint die Entleerung von Samen und Eiern in die Leibeshöhle und der Austritt durch die Genitalspalten das Richtige zu sein. Die Weite der letzteren bei Euryaliden lässt schliessen, dass wie bei manchen Ophiuren die Entwickelung der Eier in der Leibeshöhle abläuft.

Unter den *Echinoiden* scheint den Clypeastern und Spatangiden eine geringere Zahl von Genitaldrüsen zuzukommen als den eigentlichen Seeigeln, da bei manchen nur vier Genitalporen vorhanden sind (v. SIEBOLD vergl. Anat. S. 108). Die Geschlechtsproducte der *Crinoiden* entwickeln sich in den Pinnulae, an der ventralen (oralen) Fläche, aber so, dass die Tentakelrinne und das Perisom über sie hinweggehen. Besondere Complicationen der Structur scheinen nicht zu bestehen, so dass Hoden oder Ovarien nur Stätten sind, an denen Samen und Eier sich bilden. Ein von THOMPSON (Edinburgh new philos. Journ. XX) beschriebener Ausführgang wurde von JOH. MÜLLER in Abrede gestellt. Bei den *Holothurien* sind die Genitalschläuche bald einfach, bald verästelt. Sehr lang sind die Ovarien, die die ganze Leibeshöhle durchziehen. Die Zwitterdrüse der Synapten stellt ein Büschel dichotomisch verästelter Schläuche dar. Ihr Bau ist durch QUATREFAGES (Ann. sc. nat. II. XVII), JOH. MÜLLER und LEYDIG A. A. Ph. 1852), in neuester Zeit durch BAUR, aufgeklärt worden. Nach letzterem sind die Röhren contractil. — In noch reicheren und feineren Verzweigungen erscheinen die ein Convolut darstellenden Genitalröhren von Synapta Beselii. (JAEGER, de Holothuriis. Turici 1833).

Fünfter Abschnitt.

Arthropoden.

Allgemeine Uebersicht.

§ 113.

Der Körper der in dieser Abtheilung vereinigten Thiere besteht aus einer für die einzelnen Gruppen meist bestimmten Zahl von Metameren, die in der Regel verschiedenartig differenzirt sind. Diese Heteronomie äussert sich nicht allein in der Verschiedenheit der äusseren Gestaltung und der Verhältnisse des Umfangs, sondern ebenso auch in der Differenzirung der innern Organe. Eine Anzahl unter sich mehr oder minder gleichartiger Metameren verbindet sich zu grösseren Abschnitten; sie können sogar untereinander verschmelzen. Bald bestehen noch Andeutungen einer solchen Zusammensetzung grösserer Körperabschnitte aus einer Summe von Metameren, bald sind auch diese verschwunden, oder doch nur in frühen Entwickelungsstadien erkennbar. Aus diesem Verhalten resultirt eine Umgliederung des Leibes. Was sonst die einzelnen Segmente waren, das sind hier die Gruppen derselben, die grösseren Körperabschnitte, an denen die Metameren oft eine für die Gliederung des Organismus untergeordnete Rolle spielen.

Dass wir es hier mit einer den Annulaten unter den Würmern entsprossenen Abtheilung zu thun haben, geht nicht blos aus der Metamerenbildung hervor. Auch die Beziehungen der einzelnen Organsysteme sind dieselben. Wie bei den Annulaten bildet das Nervensystem einen Schlundring, der sich mit einer ventralen Ganglienkette, dem Bauchmark verbindet, und das Centralorgan der Kreislauforgane hat eine dorsale Lagerung, an derselben Stelle, wo bei Ringelwürmern ein gleichfalls häufig als Herz fungirender Gefässstamm verlief. Auch bezüglich der Leibesanhänge gibt sich die Abzweigung des Arthropodenstammes von jenen der Würmer kund. Am Kopftheile finden sich die Antennen, an den übrigen Segmenten andere Anhänge, die als weitere Differenzirungen der Parapodien der Würmer sich deuten lassen. Die am meisten verbreiteten ventralen Anhänge stellen gegliederte Füsse vor, welche als Charakteristicum der ganzen Abtheilung gelten. Daneben ist die Zusammenziehung des vieltheiligen Organismus, wie er bei den Würmern sich ausspricht, in einen einheitlichern, noch viel mehr hervortretend. Organe, die bei den Würmern für jedes Segment sich wiederholten, kommen bei den Arthropoden dem ganzen Körper gemeinsam zu, und da, wo sich auch eine grössere Zahl von gleichartigen Segmenten folgt und auch die Gliedmaassen gleichartig erscheinen, ist an der inneren Organisation ersichtlich, dass die Metamerenbildung nicht mehr den Gesammtorganismus be-

herrscht (Myriapoden), sondern von Centralisationsbestrebungen überwunden ist.

Die Arthropoden-Abtheilungen sondern sich in zwei grosse Gruppen. Die eine repräsentirt durch die für das Leben im Wasser bestimmten Athmungsorgane den niederen Zustand. Die vorherrschenden Athmungsorgane sind Kiemen. Man kann diese Abtheilung als *Branchiata* der andern Abtheilung, welche die *Tracheata*, luftathmenden Arthropoden, begreift, gegenüberstellen. Die erstere wird durch die *Crustaceen* gebildet. An den einzelnen Körpersegmenten erhalten sich die Gliedmaassen am vollständigsten, wenn auch in vielen durch Anpassung hervorgerufenen Modificationen. Sie fungiren entweder direct als Athmungsorgane, oder die letzteren sind doch mit ihnen in engster Verbindung. Als Grundform hat die Nauplius form zu gelten, die für die meisten sonst sehr weit divergenten Abtheilungen den ersten Entwickelungszustand bildet, und selbst in jener Abtheilung beobachtet ist, deren meiste Glieder diesen Zustand überspringen. Die erste Ordnung bilden die *Cirripedia*, durch eine den Körper vom Rücken her bis auf eine ventrale Oeffnung umschliessende Integumentduplicatur mit harten Schalenstücken ausgezeichnet. Eine durch Parasitismus umgestaltete Unterabtheilung stellen die *Rhizocephalen* vor.

Als zweite Ordnung betrachte ich die *Copepoden*, bei denen wiederum ein auf den verschiedensten Stufen sich zeigender Parasitismus eine grosse Anzahl von Familien in eine besondere Unterabtheilung, die der *Siphonostomen*, den übrigen frei lebenden Copepoden gegenüberstellen lässt.

Als dritte Ordnung können die *Ostracoden* aufgeführt werden, die durch die Bildung einer beiderseitigen, als zweiklappige Schale sich darstellende Manteldupllicatur ebenso mit Entwickelungsstadien der Cirripedia verwandt sind, wie sie zu der nächsten Ordnung, und auch zur vorigen Beziehungen besitzen.

Die vierte Ordnung der *Branchiopoden*, ist als die unmittelbarste Fortsetzung der Naupliusform anzusehen, insofern sie durch einfache Metamerenbildung aus jenem Stadium hervorgeht, und zugleich an den Gliedmaassen die geringsten Veränderungen erleidet. Eine Unterordnung stellen die *Cladoceren* dar, bei denen nur eine geringere Vermehrung der Segmente vorkommt. Beträchtlicher ist diese bei den *Phyllopoden*, den mindest modificirten Branchiopoden, denen als fernere Unterordnung die fossilen *Trilobiten* anzureihen sind.

Eine fünfte Ordnung, die *Poecilopoden*, steht durch die fossilen Belinuren mit den Trilobiten in engster Verwandtschaft, und muss von diesen, also aus der Ordnung der Branchiopoden, abgeleitet werden. Alle vorhergehenden Abtheilungen zusammen werden in eine grössere Gruppe, die der *Entomostraken* vereinigt.

Endlich bilden die letzte Abtheilung die *Malacostraca*, die formenreichsten und zugleich die verbreitetsten aller lebenden Crustaceen. Das Verhalten der Augen lässt sie in *Podophthalma* an *Edriophthalma* spalten. Das von F. Müller bei Peneus nachgewiesene Naupliusstadium verknüpft die

podophthalmen Malacrostaca (auch als *Thoracostraca* bezeichnet) mit den ersteren fünf Ordnungen aufs engste, und lässt hier noch eine in bestimmter Richtung weiter entwickelte Abtheilung wahrnehmen, die auch noch ein anderes Stadium durchläuft (Zoëaform). Dieses besitzt unter den Lebenden keine Repräsentanten als ausgebildete Formen.

Eine Unterordnung stellen die *Decapoden* vor, von denen man die *Schizopoden*, die ihnen nahe verwandt sind, abtrennen kann. Diese Gruppe repräsentirt die Stammform der Decapoden sowohl, als auch der andern Unterordnung, der *Stomatopoden*, welche beide in ihren Larvenstadien den Schizopoden ähnliche Zustände durchlaufen. In den *Decapoden* lassen sich zwei grössere Gruppen unterscheiden. Die der *Macruren* besitzt das Abdomen in ähnlicher Weise, wie die Schizopoden ausgebildet, mit denen sie durch die Cariden enge verwandt ist. Die Gruppe der *Brachyuren* umfasst Decapoden mit rückgebildetem Abdomen, wird also von den Macruren her abzuleiten sein.

Die zweite Ordnung der Malacostraca begreift die *Edriophthalmata* (auch *Arthrostraca* benannt), die wir wieder in mehrere Unterordnungen sondern, *Amphipoden*, *Lämodipoden*, *Cumaceen* und *Isopoden*. Die Cumaceen verbinden die Edriophthalmen mit den Podophthalmen, speciell mit den Schizopoden. Bei den Isopoden kommt es bei einer der landbewohnenden Familie zu einer Art von Luftathmung, die als ein ganz selbständiger Anpassungszustand erscheint, und den respiratorischen Einrichtungen der zweiten grossen Abtheilung der Gliederthiere völlig fremd ist.

Diese Abtheilung bilden die *Tracheaten*, deren Respiration durch ein im Körper sich vertheilendes luftführendes Röhrensystem (Tracheen) besorgt wird. Als erste Classe führen wir die *Arachniden* auf. Zwei wenig mannichfaltige Formen umfassende Ordnungen, die der *Tardigraden* und der *Pycnogoniden*, welche Häckel gewiss mit vielem Rechte als Pseudarachnae schärfer von den übrigen *Autarachnae* getrennt hat, sind wahrscheinlich Repräsentanten rückgebildeter Formen, die von dem Stamme der Gliederthiere viel früher als die Tracheaten sich abgezweigt haben, und von denen die erstern am besten ganz von den Arthropoden entfernt werden dürften.

Für die übrigen ächten Arachniden ergibt sich bei vielem Gemeinsamen die bedeutendste Verschiedenheit in dem Verhalten der Körpersegmente, und in dem durch Verschmelzung einer Anzahl derselben hervorgehenden grösseren Abschnitte. Wir werden jene, in der mehrere solcher Abschnitte bestehen, die zugleich noch ihre Zusammensetzung aus Metameren erkennen lassen, als die minder veränderten, der Urform näher stehenden zu betrachten haben. Eine Unterabtheilung umfasst die Arachniden mit gegliedertem Abdomen (Arthrogastres). In der Ordnung der *Galeoden* ist ausser dem Abdomen auch noch der Kopf von drei Thoracalsegmenten abgesetzt, und damit eine erst bei den Insecten wieder auftretende Gruppirung gegeben. In der zweiten Ordnung, der *Scorpione*, ist das gegliederte Abdomen einem Cephalothorax angefügt. Ebenso in der dritten Ordnung, der *Phryniden*, deren erstes Fusspaar wie jenes der Galeoden, als von den übrigen drei Fusspaaren verschieden, in ein fühlerartiges Gebilde verlängert ist. Durch Ver-

kümmerung des schwanzartigen Postabdomens von den ächten Scorpionen geschieden, können als vierte Ordnung die *Pseudoscorpionea* angeführt werden, und endlich als letzte folgt die der *Opilionea*, deren Abdomen zwar noch Gliederung trägt, allein der Kopfbrust innig verbunden ist.

Die zweite Unterabtheilung der ächten Arachniden bilden die eine Kopfbrust und ein davon abgesetztes Abdomen besitzenden *Araneen*. Am Abdomen sind sämmtliche Metameren untereinander verschmolzen. Diese Verschmelzung erstreckt sich in der dritten Unterabtheilung, den *Acarinen*, auch auf die Kopfbrust, indem nur wenige Andeutungen einer Sonderung der vordersten Abschnitte sich fort erhalten haben. Dass man es hier mit einer durch Rückbildung aus einer der andern Abtheilungen entstandenen Form zu thun hat, scheint unzweifelhaft, dies wird noch durch den für die meisten dieser Abtheilungen bestehenden Parasitismus erläutert, der in der Familie der Linguatuliden sogar noch weiter abweichende Leibesformen geschaffen hat. —

Die zweite Classe der Tracheaten bietet in den *Myriapoden* eine kleine, aber scharf abgegrenzte Gruppe, die wahrscheinlich mit der letzten Classe einen gemeinsamen Ursprung besitzt. Das gleichartige Fortbestehen der Metameren, die fast sämmtlich Gliedmaassen tragen, lässt sie von den Insecten sondern. Zwei Ordnungen, die *Chilopoda* und der *Chilognatha*, theilen sich in die wenig zahlreichen Formen. Wie in dem ersteren Verhalten ein im Vergleiche mit den Insecten niederer Zustand sich ausspricht, gibt sich durch die Vielzahl der Füsse eine Weiterentwickelung kund.

Die bei den Myriapoden nur für frühe Stadien bestehende Sechsszahl der Füsse bleibt bei der dritten Classe der Tracheaten, den *Insecten* beständig, und bildet mit dem Vorkommen von Flügeln bei der Mehrzahl der Ordnungen, sowie in der Sonderung eines Kopfabschnitts ein charakteristisches Merkmal. Die Metameren erhalten sich zum grossen Theile selbständig, wenn sich auch die vorderen die Gliedmaassen tragenden verschiedenartig differenziren und in einzelnen Ordnungen sogar engere Verbindungen zu einem besonderen Abschnitte eingehen können. Nach der Beschaffenheit der Mundtheile sind zwei Unterabtheilungen zu bilden, davon die mit kauenden Mundorganen die am mindesten umgewandelte Ordnung begreift. Theils durch Flügellosigkeit, theils durch den Aufenthalt der Larven im Wasser, stellen sich viele der hierher gehörigen als niedere Formen dar. Die Ordnung der *Pseudoneuroptera* mit den Ephemeriden, Libelluliden, Perliden, sowie den Termiten u. a., wird als die vom Ausgangspuncte am wenigsten weit entfernte angesehen werden dürfen. Daran reihen sich die ächten *Neuroptera*, in welche zugleich die Abtheilung der Strepsiptera eingefügt wird, dann die *Orthoptera*, welche drei Ordnungen von Häckel als *Tocoptera* zusammengestellt wurden. Als eine besondere Ordnung möchte ich die flügellosen *Thysanuren* betrachten, die durch viele Verhältnisse der Organisation von den andern abweichen. Enger für sich abgegrenzt und nur mit den Orthopteren näher verwandt, stellen sich die *Coleoptera* dar, endlich die *Hymenoptera* als letzte und höchste Ordnung der kauenden Insecten. Da die Insecten mit saugenden Mundtheilen diese Eigenthümlichkeit durch Umwandlung von

Kauorganen empfangen haben, so werden sie von den vorherigen Ordnungen oder diesen verwandten abzuleiten sein. Sie bieten also einen weiter entwickelten Zustand. Wir finden hier die Ordnungen der *Hemiptera* (Rhynchota), dann die der *Diptera* und endlich die der *Lepidoptera*.

Fast in allen Ordnungen der Insecten schafft der Parasitismus Rückbildungszustände, die den Anschein niederer Formen besitzen.

Für die Erkenntniss der verwandtschaftlichen Beziehungen der *Crustaceen* sind die Metamorphosenreihen, denen einzelne Abtheilungen unterworfen sind, von grösster Wichtigkeit, indem sie uns den Faden zur Verknüpfung darbieten. Die Naupliusform repräsentirt die Urform der Crustaceen, von der die einzelnen Abtheilungen abzuleiten sind. Sie setzt sich am directesten in die Branchiopoden fort, die (besonders in den Phyllopoden) eigentlich nichts anderes als durch Metamerenentfaltung weiter differenzirte Naupliuszustände sind; daran knüpfen sich die bereits oben aufgeführten Poecilopoden. Eine andere Verbindung besteht mit den Ostracoden, bei der die Naupliusform durch schalenbildende Duplicaturen des Dorsal-Integumentes eine Complication erleidet. Die Cirripedien erscheinen als eine Weiterentwickelung dieses Zustandes, da sie ein cyprisförmiges Stadium besitzen. Da die Naupliusform auch bei Malacostraken vorkommt, wird ihre Bedeutung als Urform für die Crustaceen abgeschlossen. Wo sie, wie in der überwiegenden Mehrzahl nicht vorkommt, werden wir eine Zusammenziehung der Entwickelung annehmen müssen, welche die früheren Stadien überspringt und sogleich zu den späteren übergeht. Ein solches auf die Naupliusform folgende Stadium ist die Zoea. Von da laufen die beiden Unterabtheilungen der Podophthalmen und Edriophthalmen auseinander. Eine Mittelform bilden die *Scheerenasseln*, die durch bewegliche Augen und Zoea-Athmung ebenso den Podophthalmen, wie in ihrer übrigen Organisation den sitzäugigen Krebsen verwandt sind, und damit der Urform der Malacostraca nahe stehen. Analog ist das Verhältniss der *Cumaceen*, deren Körper sich in der Gliederung an die Schizopoden reiht, mit denen auch die Gliedmaassen übereinkommen, indess die Organisation den anderen Edriophthalmen nahe steht und die Entwickelung besonders mit jener der Asseln übereinstimmt. Man kann sie als sitzäugige Schizopoden ansehen, wie man die Scheerenasseln als stieläugige Isopoden betrachten kann. Bei den Edriophthalmen sind die einzelnen Entwickelungsstadien völlig zusammengezogen, und es ist weder Nauplius- noch Zoëastadium vorhanden, doch sollen für das letztere Andeutungen bestehen.

Das Verhältniss der drei Tracheatenclassen zueinander und zu jener der Crustaceen ist nur bei Erwägung der Beziehungen dieser Classen zu dem umgebenden Medium, d. h. bei Berücksichtigung der Respirationsorgane einigermassen ins Klare zu bringen. Daran, dass die Kiemenathmung den früheren Zustand vorstellt, und dass die Tracheenathmung eine spätere ist, kann kein Zweifel sein. Das anatomische Verhalten der Tracheen, die Beziehungen zu äusseren Oeffnungen der Stigmen, lasst voraussetzen, dass hier ein sehr umgewandelter Zustand vorliegt, dem andere bestimmt vorausgegangen sein müssen. Die Larven von Pseudoneuroptern (Ephemeren etc.) bieten in den Tracheenkiemen einen solchen, wenn auch vorübergehend, dar, und wir sehen hier zugleich die respiratorischen Organe als gliedmaassenartige Bildungen. Damit erhalten wir einen Anknüpfungspunct, und können diese noch mit dem Leben im Wasser in Zusammenhang stehenden Gebilde, als die unterste Stufe der trachealen Athmungsorgane ansehen. Das primäre Geschlossensein dieses Röhrensystems führt darauf, dass die erste der Differenzirung der Tracheen als Vorläufer dienende Form jenem bei den Landasseln sich findenden Zustande ähnlich sein musste. Es musste zuvor Luft in äussere Anhänge (Gliedmaassen), die wohl anfänglich nur als Bewegungsorgane fungirten, abgesondert werden,

worauf erst allmählich die diese Luft führenden Räume in Röhrenform sich ausbildeten. (Vgl. auch die §§ über die Athmungsorgane). Wenn so die Verbindungsglieder — die Häckel als Protracheaten bezeichnet — mit den durch Kiemen athmenden Crustaceen, solche gewesen sein mussten, die zunächst zu den mit Kiementracheen versehenen Formen führten, so werden wir diejenige Abtheilung, in welcher die letztere sich thatsächlich noch vorfindet, als die dem Urstamme am nächststehenden betrachten dürfen. Das sind nun die Pseudoneuroptera, womit die ganze Classe der Insecten jenem Urstamme näher tritt, als die Arachniden und Myriapoden, bei denen nichts Derartiges sich erhalten hat. Auch durch das Vorkommen von Flügeln wird bei den Insecten an niedere Zustände erinnert, und es ist durchaus kein Widerspruch, wenn in dem scheinbar eine höhere Organisation ausdrückenden Momente gerade ein solcher Anschluss erkannt wird. (Vgl. unten § 116).

Die Insecten setzen sich also vom Urstamme der Protracheaten in gerader Linie fort, und Myriapoden und Arachniden erscheinen als seitliche Abzweigungen, und zwar muss der Zweig der Arachniden früher, jener der Myriapoden später sich getrennt haben, da bei letzterem viel mehr Uebereinstimmung mit den Insecten sich darbietet, so in der Sechszahl der Gliedmaassenpaare (drei Paar Mundgliedmaassen, drei Paar Füsse) während bei den Arachniden nur fünf Paar sich erhalten haben.

Das Verhältniss der Tracheaten zu den Crustenthieren ergibt sich bei Beachtung der letzteren zum Ausgangspuncte dienenden Naupliusform viel unabhängiger als bei Herbeiziehung der differenzirteren Zustände, so dass dadurch die Idee einer selbständigen Phylogenie aus niederen, etwa wurmartigen Organismen einigen Boden erhält. Das kann aber ebenso wenig sicher gelten als die andere Meinung, da die Möglichkeit eines Ueberspringens von niederen Entwickelungsstadien nicht ausgeschlossen werden kann.

Literatur.

Crustaceen: O. F. Müller, Entomostraca. 1785. — Jurine, Histoire des Monocles. 1820. — Nordmann, Mikrographische Beiträge, Heft II. 1832. — Martin St. Ange, Mém. sur l'organisation des Cirripèdes. 1835. — Milne-Edwards, Hist. nat. des Crustacés III. Vol. 1834—40. — Derselbe, »Crustacea« in der Cyclopaedia of anatomy. Vol. I. — Rathke, de Bopyro et Nereide Comm. Rigae et Dorpati 1837. — Van der Hoeven, Recherches sur l'histoire naturelle et l'anatomie des Limules. Leyden. 1838. — Zaddach, De Apodis cancriformis anatome. 1841. — Grube, Bemerkungen über die Phyllopoden Arch. f. Nat. 1853. — Leydig, Ueber Argulus foliaceus, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. II. Ueber Artemia salina und Branchipus stagnalis ibid. Bd. III. — Derselbe, Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860. — Darwin, A. Monograph of the Subclass Cirripedia. I. II. 1851. 1853. — W. Zenker, Anatomisch-systemat. Studien über die Krebsthiere. Archiv f. Nat. 1854. — Van Beneden, Recherches sur la faune littorale de Belgique. Crustacés, Acad. Bruxelles. 1861. — Claus, Die frei lebenden Copepoden. Leipzig 1863. — Derselbe, Ueber den Bau u. die Entw. parasitischer Crustaceen. Cassel 1858. — Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Entomostraken. Marburg 1860. — Derselbe, Ueber einige Schizopoden. Z. Z. XIII. — Derselbe, Beobacht. üb. Lernaeoceren etc. Marburg u. Leipzig 1868. — Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Ostracoden Marburg 1868. — Fr. Müller, Für Darwin. Leipzig 1864.

Arachniden: Treviranus, G. R., Ueber den inneren Bau der Arachniden. Nürnberg 1812. — Dugès, Recherches sur l'ordre Acariens. Ann. sc. nat. II. I. II. 1834. — Derselbe, Sur les Aranéides ibid. II. VI. 1836. — Doyère, Sur les Tardigrades. Ann. sc. nat. II. X. 1840. — Tulk, (Opilioniden) Ann. nat. hist. 1843. Fror. Not. Bd. 30. — Newport, on the nervous and circulatory system in Myriapoda and macrourous Arachnida. Philos. Transact. 1843. — Quatrefages, Organisation des Pycnogonides. Ann. sc. nat. III. IV. 1845. — Van Beneden (Linguatula), Acad. Bruxelles. 1849. — Leuckart,

Bau u. Entwickelungsgesch. d. Pentastomen. Leipzig u. Heidelberg 1860. — L. Dufour, Hist. anatomique et physiologique des Scorpions. Acad. des Sciences (Savanss étrangers) XIV. — Derselbe, Anat. physiol. et hist. nat. des Galéodes. Acad. des sciences (Savanss étrangers) XVII. — Kittary, Anat. Unters. v. Galeodes. Bull. de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou. 1848. — auch in Froriep's zoolog. Tagesberichten Nr. 108.

Myriapoden: Treviranus, G. R. (Scolopendra und Julus), Vermischte Schriften. II. Bremen 1817. — Dufour, L., Recherches anatomiques sur le Lithobius forficatus et le Scutigera lineata. Ann. sc. nat. II. 1824. — Müller, J., Zur Anatomie der Scolopendra morsitans, Isis 1829. p. 549. — Brandt, Beiträge zur Kenntniss des inneren Baues von Glomeris marginata. A. A. Ph. 1837. — Jones, R., »Myriapoda« in der Cyclopaedia of anatomy and physiology. Vol. III. 1842 — Newport, On the organs of Reproduction and the development of the Myriapoda. Philos.-Trans. 1841. — Derselbe, On the structure, Relations and development of the nervous and circulatory systems in Myriapoda and macrourus Arachnida. Philos. Trans. 1843.

Insecten: Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des Insects. 1734. — Swammerdam, Bibel der Natur. 1752. — Lyonet, Traité anatomique de la Chenille qui ronge le bois de saule. La Haye. 1762. — Suckow, Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Insecten und Crustenthiere. 1818. — Strauss-Durckheim, Considérations sur l'anatomie comparée des animaux articulés, auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du melolontha vulgaris. 1828. — Burmeister, Handbuch der Entomologie. Bd. I. Berlin 1833. — Newport, »Insecta« in: Cyclopaedia of anatomy and physiology. Vol. II. 1839. — Dufour, L., Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères. Mém. Acad. des sc. (Sav. étrangers.) IV. 1833. — Derselbe, Sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Neuroptères. ibid. VII. 1841. — Derselbe, Sur les Diptères ibid. XI. 1851. Ausserdem zahlreiche Monographien, besonders in den Ann. des sc. naturelles. — Pictet, Recherches pour servir à l'hist. et à l'anatomie des Phryganides. Génève 1834. — Nicolet, Rech. p. servir à l'histoire des Podurelles. Neuchatel 1841. — Leuckart, die Fortpflanzung u. Entw. der Pupiparen. Halle 1858. — Lubbock, J., Notes on the Thysanura, Linn. Transact. XXIII. Zahlreiche Arbeiten von Loew in verschiedenen entomologischen Zeitschriften. — Weismann, Die Entwickelung der Dipteren. Leipzig 1864. — Derselbe, Die Metamorphose der Corethra plumicornis. Leipzig 1866.

Integument.

§ 114.

Der Hautmuskelschlauch der Würmer ist bei den Arthropoden mehrfache Differenzirungen eingegangen. Selbständiger und unabhängiger von der Muskulatur erscheint das Integument, an welchem zwei Lagen unterschieden werden müssen.

Die bei den Würmern bereits vorhandene von einer weichen Matrix abgeschiedene Cuticularschichte wird für das Integument der Arthropoden charakteristisch. Sie überkleidet hier die gesammte Oberfläche des Körpers, und setzt sich an den Oeffnungen innerer Organe in letztere fort. Durch ihre Mächtigkeit bildet sie den bedeutendsten Theil des Integumentes, die unter ihr liegende Zellenschichte immer übertreffend. Ihre Dicke und Festigkeit wechselt ausserordentlich. Weich und nachgiebig ist sie zwischen den Körpersegmenten, da wo dieselben beweglich mit einander verbunden sind,

fester dagegen zumeist an den Segmenten selbst, sowie an den Gliedmaassen des Körpers; doch bewegt sich im Allgemeinen ihre physikalische Beschaffenheit innerhalb einer grossen Breite, und von der weichen Körperhülle der Spinnen, der meisten Insectenlarven und einzelner Theile selbst vieler ausgebildeter Insecten, finden sich alle Uebergänge zu dem starren Panzer, der den Körper der meisten Krustenthiere, der Tausendfüsse, der Scorpione und unter den Insecten vorzüglich jenen der Käfer u. s. w. umgibt. Der verschiedene Grad der Festigkeit hängt nicht blos von der Dicke der Cuticula, sondern vorzüglich von der Chitinisirung der Schichten derselben ab. Im neugebildeten Zustande erscheinen auch dicke Lagen noch weich, um erst mit dem Platzgreifen jener chemischen Veränderung an Resistenz zu gewinnen. Zur Erhöhung der Festigkeit dieses Chitinpanzers trägt ausser der Verdickung und Vermehrung der einzelnen Schichten bei vielen *Krustenthieren*, wie auch *Myriapoden*, noch die Ablagerung von Kalksalzen beträchtlich bei, womit die elastische Beschaffenheit in gleichem Grade schwindet. Sowohl durch die Chitinisirung wie durch die Verkalkung setzt dieser Theil des Integumentes der Ausdehnung des Körpervolums beim Wachsthum eine Grenze. So lange letzteres dauert, findet ein in bestimmten Intervallen sich wiederholendes Abwerfen der Cuticula — eine Häutung — statt, nachdem unter der abzustossenden Haut sich bereits neue, erst allmählich festwerdende Cuticularschichten gebildet haben.

Der Art ihrer Entstehung gemäss zeigt diese Cuticularschichte deutliche Lamellen, von denen die innersten meist eine weichere Beschaffenheit aufweisen. Sie entsprechen der schichtweisen Absetzung. In der Regel werden sie von Porencanälen durchsetzt, in welche Ausläufer der Matrix sich einsenken. —

Die weiche, unter der festeren liegende und diese absondernde Schichte der Körperhülle wird stets aus Zellen zusammengesetzt. Sie ist homolog der Epidermis anderer Thiergruppen und hier bei den *Arthropoden* von relativ geringer Mächtigkeit. Obgleich sie in manchen Fällen, z. B. bei den *Crustaceen*, Pigmente einschliesst, ist sie in der Regel doch farblos, denn die Färbung der Gliederthiere rührt von Pigmentablagerungen in der äusseren Chitinhülle her.

Unter dieser eigentlichen Epithelschichte kommt noch eine Bindegewebsschichte vor, welche jedoch im Vergleiche zur Cuticularschichte wie zur Matrix meist wenig entwickelt ist.

Mit dem Integumente in directer Verbindung, als Verlängerungen oder Fortsätze desselben, erscheinen mannichfache Stacheln, Borsten oder haarähnliche Bildungen, die bei *Krustenthieren*, *Arachniden* und *Insecten* in unendlich vielen Modificationen vorkommen und bald innig und unbeweglich mit dem Chitinpanzer verbunden sind, dessen Auswüchse sie darstellen, wie die Borsten an gewissen Körpertheilen der Krustenthiere, die Haare der Spinnen, Raupen u. s. w., bald im ausgebildeten Zustande nur lose dem Körper ansitzen, wie die Schuppen der *Lepidopteren*. In beiden Fällen steht die Chitinbekleidung des Fortsatzes mit dem übrigen Integumente in continuirlichem Zusammenhang. Nur die eine Verschiedenheit besteht, dass bei den

beweglichen Anhangsgebilden dieser Art an der Uebergangsstelle ein weicherer Abschnitt der Chitinlage sich findet, während die Cuticula gleichartig auf die starren Fortsätze sich erstreckt. — Mit den Fortsätzen des Integumentes verbindet sich häufig ein Sinnesapparat, der beim Nervensystem seine Erwähnung finden wird.

Zu diesem Integumente gehören auch Drüsenorgane, welche aus Modificationen der Matrixschichte abzuleiten sind. In geringerer Verbreitung treffen sie sich bei den Krustenthieren, häufiger bei Insecten. Der secernirende Theil der Drüse besteht entweder nur aus einer einzigen Zelle, oder aus einer geringen Anzahl derselben, und der Ausführgang wird zum grossen Theile von Porencanälen der Cuticularschichte dargestellt. Eine oder mehrere Zellen der Matrix haben hier mit einer selbständigen Ausbildung eine von den übrigen Zellen verschiedene Function übernommen. Als eine eigenthümliche nur unter gewissen Umständen fungirende Drüsenart sind solche bei Insecten (Larven von Schmetterlingen) vorkommende anzuführen, wo der Ausführgang nicht frei an der Oberfläche des Integuments mündet, sondern in eine haarförmige Verlängerung desselben einführt. Nur nach erfolgtem Abbrechen des Haares kann das Drüsensecret entleert werden.

Der zuerst durch ODIER (1821) dargestellte als »Chitin« bezeichnete chemische Körper ist zwar in den Cuticularbildungen der *Arthropoden* am meisten verbreitet, findet sich aber auch bei verschiedenen anderen Thierabtheilungen vor, und zwar gleichfalls in Substanzen, die Abscheidungen von Zellen darstellen. Er ist in der Regel in solchen Körpertheilen wirbelloser Thiere vorhanden, die gewöhnlich als »hornig« bezeichnet werden. Charakteristisch für die Chitingewebe ist deren Schwerlöslichkeit in Säuren und Alkalien. Diese Eigenthümlichkeit tritt jedoch nicht sogleich in den von der Matrix abgeschiedenen Schichten auf, sondern erscheint erst nach einiger Zeit. Die jüngsten, innersten Schichten der Cuticula der Arthropoden sind daher von den älteren äusseren häufig verschieden, wie solches auch bei Würmern der Fall war. Ueber die näheren Verhältnisse dieses Stoffes bei den Arthropoden vergl. C. SCHMIDT, Zur vergleich. Physiologie der wirbellosen Thiere, 1845, über die Verbreitung des Chitins R. LEUCKART, im Arch. f. Nat. 1852. S. 22.

Die Cuticularschichte des Integuments bietet auf ihrer Oberfläche in der Regel eigenthümliche, felderartig abgegrenzte Zeichnungen dar, die zuweilen das Ansehen von Zellen besitzen und früher zur Annahme einer besonderen Epidermisschichte geführt haben. Auch die Lamellen der Cuticularschichte zeigen häufig Differenzirungen, indem sie in Bündel geordnet sind, die im Einzelnen einen verschiedenen Verlauf nehmen. Dadurch entsteht ein faseriger Bau der Cuticula, und LEYDIG konnte darauf hin, und mit Verwerthung der diese Schichten durchsetzenden, von Zellensubstanz ausgefüllten Porencanäle das gesammte Integument der Arthropoden mit Bindegewebe vergleichen, bei dem der Inhalt der Porencanäle die Zellen, die Faserschichten dagegen die Intercellularsubstanz vorstellt.

Die Ablagerung von Kalksalzen hat ihre vorzüglichste Verbreitung bei Krustenthieren, und findet sich auch bei Myriapoden (*Julus*), sie fehlt bei den Arachniden, und ganz selten wird sie bei Insecten getroffen, so nach LEYDIG (Arch. Nat. 1860) bei Stratyomys-Larven. Der Kalk bildet hier auf der Chitincuticula aufsitzende geschichtete Concremente.

Die Fortsatzbildungen der Cuticularschichten (Haarborsten, Schuppen etc.) haben alle die gleichen Beziehungen zu der Matrix, die sich in der Regel in sie

hinein fortsetzt. Die extremsten Zustände dieser mannichfaltigen Gebilde werden durch Uebergänge mit einander verbunden. Sie können in bewegliche und unbewegliche geschieden werden, je nachdem ihr Chitinüberzug an der Basis weicher ist, oder gleichmässig starr in die Körperdecke sich fortsetzt. Sehr häufig zeigt die Matrix an den Stellen, wo sich Cuticularfortsätze erheben, mit diesen in Zusammenhang stehende Modificationen. So finden sich bei der Bildung der Schmetterlingsschuppen sehr grosse Zellen betheiligt, die unter der Matrixschichte vorragen. Sie senden zwischen die Zellen der Matrix, aus denen sie hervorgingen, Fortsätze, die continuirlich in die Substanz der Schuppen übergehen; letztere erscheinen so als das Differenzirungsproduct des Protoplasma jener Zellen, und diese reihen sich durch ihren Austritt aus der Schichte der Matrixzellen den Hautdrüsen an, wie sie an der Basis von Haaren bei Raupen vorkommen. (Ueber die Bildung der Schuppen und Haare bei Schmetterlingen vgl. Semper. Z. Z. VIII. S. 326).

Die in der Cuticularschichte liegenden Porencanäle müssen in zwei Arten unterschieden werden (Leydig). Die eine enthält Fortsätze des Protoplasma der Matrix, und besitzt ein weiteres Lumen, indess die andere, aus feineren Hohlräumen bestehend, meist eine Flüssigkeit führt. Auch Luft kann in diesen Porencanälen vorkommen, wie bei Wasserinsecten (Notonecta, Hydrometra). Diese findet sich übrigens auch in Schuppen von Schmetterlingen wie in Haaren von Spinnen vor. Complicationen der Porencanäle entstehen durch Verästelungen derselben, sowie durch Anastomosen dieser Aeste. Solche ramificirte Gebilde können dann Aehnlichkeiten mit Knochenkörperchen besitzen (z. B. bei Sphaeroma nach Leydig).

Die chitinogene Matrix (die man in neuerer Zeit auch als Hypodermis zu bezeichnen anfing) erscheint nicht immer in der Form eines regelmässigen Epithels, wie der Schulbegriff dasselbe sich darstellen lässt, vielmehr gibt sie sich in sehr vielen Fällen nur als eine Schichte von zusammenhängendem Protoplasma zu erkennen, in welcher die in regelmässigen Abständen vertheilten Kerne, sowie um diese häufiger angesammelte Kornchen eine Abtheilung in »Zellen« andeuten. Wenn diese Schichte Pigment führt, so ist durch die Vertheilung desselben um die Kerne eine Trennung der continuirlichen Schichte in zellenartige Felder noch weiter ausgeführt. — Eine eigenthümliche Metamorphose geht diese Matrix bei niederen Krustenthieren, den Corycaeiden (Sapphirina etc.), ein, indem sie zu polygonalen Feldern vereinigt auf ihrer Oberfläche sich schräg durchkreuzende Liniensysteme bildet, welche bei der glashellen Cuticula einen prachtvollen metallischen Farbenschimmer als Interferenzerscheinung erzeugen (Häckel, Jenaische Zeitschr. I. S. 67).

Die Verbreitung von Hautdrüsen ist unter den Krustenthieren mehr in den niederen Abtheilungen nachgewiesen worden. Bei Argulus, als zierliche Drüsenfollikel im seitlichen Rande des zweilappigen letzten Körpersegmentes, reichlicher bei den Corycaeiden über den Körper vertheilt. Unter den Myriapoden sind Hautdrüsen an den Seiten des Körpers beobachtet, die an den sogenannten foramina repugnatoria ausmünden. Ihr Secret erscheint als eine starkriechende Flüssigkeit, die bei Berührung des Thieres entleert wird. Zwei grössere Drüsenschläuche öffnen sich bei den Opilioniden auf dem Rücken des Cephalothorax. (Krohn, Arch. Nat. 1867. S. 79.) Bei den Insecten sind sehr verschiedene Körpertheile durch Hautdrüsen ausgezeichnet. Am häufigsten finden sie sich an den weichen Verbindungsstellen der Körpersegmente oder der Segmente der Gliedmaassen, so bei Käfern, Larven von Lepidopteren und Hymenopteren. (Vgl. Leydig, A. A. Ph. 1859. S. 40. Claus, Z. Z. XI. S. 23). Die Hautdrüsen der Insecten sind meist einzellig, der Ausführgang setzt sich als ein aus dem Inneren der Zelle hervorkommendes feines Chitinröhrchen zur Oberfläche der Cuticula fort. — Diese Hautdrüsen bieten bei den wachsbereitenden Insecten an gewissen Körperstellen eine ansehnliche Entwickelung dar. Bei den Aphiden, von denen einzelne sich mit einem aus feinen Wachsfaden bestehenden Flaum bedecken, sind solche einzellige Drüsen in Gruppen ver-

einigt, und kommen auf besonderen Feldern des Integuments zur Ausmundung. Modificationen hiervon scheinen bei den Cocciden vorzukommen. Bei den wachsbereitenden Hymenopteren ist der Apparat im einzelnen etwas complicirter. Die Bienen secerniren das Wachs auf dünnen und durchscheinenden Vorderplatten der Bauchschienen, welche Stellen das sogenannte Wachshäutchen bildet. Polygonale Felder tragen die Oeffnungen einer ausserordentlich grossen Anzahl feiner Porencanäle, in welche von reichen Tracheenverästelungen umsponnen, dicht an einander gereihte cylindrische Drüsenzellen ausmunden. Diese bilden das »Wachsorgan«, über welchem eine Fettschichte sich ausbreitet. Bei den nicht mit der Wachsbereitung beschäftigten Bienen sind die Drüsen des Wachsorgans reducirt. Auch bei anderen Hymenopteren kommt ein Wachsorgan vor, z. B. bei den Hummeln. (Vergl. Claus, Marburger Sitzungsberichte Nr. 8). Den Hautdrüsen müssen auch die sogenannten Afterdrüsen der Insecten beigezählt werden. (v. Siebold, Vergl. Anat. S. 629).

Stütz- und Bewegungsorgane.

Hautskelet.

§ 115.

Die Chitinhülle der Arthropoden wird bei erhöhter Festigkeit der abgesonderten Schichten zum Hautskelete und bildet damit nicht blos ein Schutzorgan für die in die Binnenräume gebetteten Organe, sondern wird auch zum Stützapparat und gibt als solcher für die Leibesmuskulatur Ursprungs- und Insertionsstellen her. Dieses Verhältniss erstreckt sich vom Körper auf dessen Gliedmaassen, deren Integument ebenfalls zugleich als Skelet fungirt, und bei der Function dieser Organe für die Ortsbewegung sogar noch einen höheren Werth besitzt, als jenes am Körper. Wir sehen das aus der festeren Beschaffenheit des Hautskelets der Gliedmaassen im Vergleiche zu jenem des übrigen Körpers, welches seine Bedeutung als Stützorgan sogar ganz oder theilweise aufgegeben haben kann. Das Festwerden der Chitinschichte des Integuments entspricht theils einer Vermehrung der Schichten und dabei stattfindender Veränderung der äussersten, theils gründet es sich auf Imprägnation mit Kalksalzen, wie das bei den Krustenthieren fast allgemein vorkommt, und auch bei den Tracheaten nicht ganz fehlt.

Durch Verschmelzung grösserer oder kleinerer Summen von Metameren in ein oder mehrere Stücke entstehen am Arthropodenkörper neue Bildungen, die für die Differenzirung der einzelnen Abtheilungen belangreich sind. Die Verbindung von Metameren erscheint am mannichfaltigsten bei den Krustenthieren; bei ihnen walten zugleich die verschiedenartigsten Combinationen. Durch Verschmelzung nur einiger der vordersten Metameren geht der als »Kopf« bezeichnete Abschnitt hervor, durch Verbindung dieses Theiles mit folgenden Segmenten entsteht der sogenannte Cephalothorax, die Kopfbrust der Krebse, die jedoch in den einzelnen Ordnungen nicht aus der gleichen Segmentzahl besteht und damit auch nicht immer einen und den-

selben Körperabschnitt vorstellt. Die übrigen freien Metameren bilden das Abdomen, welches dem Vorgesagten zufolge gleichfalls verschiedenwerthig ist. Bei den Arachniden bestehen constantere Verhältnisse. Eine Trennung in Kopfbrust und Abdomen verhält sich bis auf die rückgebildeten Abtheilungen (die Milben z. B.) gleichartig, und nur in dem Verhalten des Abdomen bestehen Verschiedenheiten, je nachdem dasselbe gegliedert oder ungegliedert erscheint.

Unter den Myriapoden erhalten sich die Segmente bei den Chilopoden gesondert, indess die Chilognathen je zwei benachbarte Segmente zu einem verschmolzen besitzen. Nur der vorderste Theil des Körpers, der Kopf, wird in beiden Ordnungen gleichmässig durch Verbindung einer grösseren Metamerenzahl hergestellt. Dieselben Metameren bilden auch den Kopf der Insecten, bei welchen der übrige Körper durch Vereinigung der sämmtlichen Segmente in zwei Abschnitte (Brust und Abdomen), der ganze Leib somit in drei Regionen umgegliedert ist.

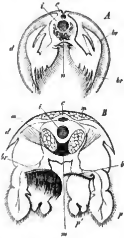
Die Entstehung grösserer ungleichartiger Abschnitte wirkt in mehrfacher Beziehung umgestaltend auf das Verhalten des Hautskelets, indem sie neue Differenzirungen hervorruft. Solche sind durch Fortsatzbildungen des Hautskelets nach innen zu gegeben. Sie treffen sich besonders an den Abschnitten, welche die als Mundwerkzeuge oder als Organe der Ortsbewegung fungirenden Gliedmaassen tragen, und hier lässt sich ein Zusammenhang mit der Mächtigkeit der Ausbildung letzterer nicht verkennen. Sehr entfaltet sind diese Fortsätze an der Kopfbrust der höheren Krustenthiere. Auch fehlen sie nicht bei den übrigen Classen in den Gliedmaassen tragenden Abschnitten des Körpers. Sie finden sich besonders im Kopfe und Thorax bei manchen Insectenordnungen (Käfer, Hymenopteren, Orthopteren), wo ihr Complex von Audouin als Endothorax bezeichnet wurde. Diese Fortsätze des Hautskelets bilden häufig einen Stützapparat für das Nervensystem und können dasselbe sogar auf einzelnen Strecken umschliessen. Ihre Bedeutung läuft auf eine Vergrösserung der Muskelursprünge tragenden Binnenfläche des Hautskelets hinaus.

Durch duplicaturartige Ausdehnung des Integumentes einzelner Körperregionen erhalten diese oder ihre Anhangsgebilde besondere Schutzvorrichtungen. Indem bei den Decapoden das Hautskelet der Kopfbrust sich seitlich auszieht, deckt es die Kiemen, und bildet jederseits einen besonderen in verschiedenem Maasse mit dem umgebenden Medium communicirenden Raum, die Kiemenhöhle.

Solche, mehreren primitiven Körpersegmenten angehörige Entfaltungen des Hautskelets können sich auch über andere Körperabschnitte erstrecken, und für diese eine »Schale« als Schutzorgan herstellen. In grosser Mannichfaltigkeit zeigt sich das bei den Krustenthieren. Die Branchiopoden zeigen die ersten Anfänge in der schildartig verbreiteten Kopfbrust. So bei Phyllopoden, z. B. bei Apus. Eine Weiterentwickelung der beiden Hälften dieses Gebildes führt zur Herstellung einer zweiklappigen Schale z. B. bei Limnadia u. a. (Fig. 88. *Ad.*) Auch bei den Daphniden ist derselbe Theil in eine den ganzen Hintertheil des Körpers deckende Schale umgestaltet, und bei den Cypridinen

werden die beiden Hälften einer solchen vom Hautskelet gebildeten Schale, wieder ähnlich wie bei Phyllopoden, am Rücken beweglich mit einander verbunden. Die Klappen der Schale erstrecken sich hier auch über den Vordertheil des Körpers, umschliessen somit das ganze Thier.

Fig. 88.



An diese Gebilde reihen sich die höchst eigenthümlichen Hautskelete der Cirripedien. Die bei den *Ostracoden* zur zweiklappigen Schale gebildete Duplicatur des Integuments erscheint bei den *Cirripedien* während eines Jugendzustandes. Indem das Thier mit den Antennen sich festsetzt, entwickelt sich der dorsale Theil des Integumentes zu einem weiten den Körper umschliessenden Sacke oder Mantel (Fig. 89. *d e f*), der nur in der Kopfregion mit dem letzteren in continuirlichem Zusammenhang bleibt. Der die ursprüngliche Anheftungsstelle tragende Abschnitt dieses Sackes bleibt entweder weich und dehnt sich in ein stielförmiges Gebilde aus (Lepadiden), oder er gestaltet sich zu einer breiten Grundfläche (Balaniden). Bei manchen Cirripedien (Alepas) kommt es zu keiner Skeletbildung, indem der ganze Mantel seine weiche Beschaffenheit behält. Den meisten dagegen kommen feste durch Verkalkung entstandene Schalenstücke zu, die in der äusseren Lamelle des Mantels sich bilden. Bei den Lepadiden nehmen diese den den Cirripedienleib umschliessenden Theil des Mantels ein, während der »Stiel« davon frei bleibt. Bei aller Verschiedenheit ihrer Form und Grösse bilden sie constante Einrichtungen. Zwei Paar Leisten oder Platten umschliessen den Eingang in die Mantelhöhle, und bilden einen beweglichen Deckelapparat. Bei den Balaniden entwickeln sich unter den Lepadiden nur angedeutete Schalenstücke zu einem zusammenhängenden

Fig. 89.

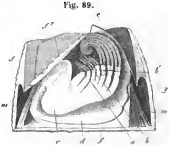


Fig. 88. Querschnitte von Crustaceen. *A* eines Phyllopoden (*Limnetis*) (nach Grube). *B* von *Squilla* (nach Milne-Edwards). *c* Herz. *i* Darm. *n* Bauchmark. *br* Kiemen. *d* Duplicatur des dorsalen Integumentes, in *A* eine Schale vorstellend.

Fig. 89. Durchschnittdarstellung eines *Balanus*. *a* Mund des Thieres. *b b'* Zu rankenförmigen Gebilden umgestaltete Gliedmaassen. *c* Kopftheil des Thieres. *d* Mantelartige Umhüllung. *e e* Bewegliche Klappen zum Verschlusse des Gehäuses. *f f* Aeussere Schale. *m* Muskeln. (Nach Darwin.)

Gehäuse (Fig. 50. *ff*), an welchem nur der den Eingang zur Mantelhöhle verschliessende Deckelapparat (*ee*) beweglich ist.

Dieselbe mantelartige Hülle bildet bei den *Rhizocephalen* einen äusserlich bald glatten Schlauch, bald eine zu symmetrischen Lappen gebuchtete Scheibe, in deren Wandungen die Fortpflanzungsorgane lagern. Eine enge Oeffnung, die der in die Mantelhöhle der Cirripedien führenden Spalte gleich kommt, leitet in einen jener Mantelhöhle entsprechenden Raum, der als Bruthöhle fungirt. Während bei den Cirripedien noch ein Theil der gliedmaassentragenden Krustenthierleibes mit der Manteldupllcatur verbunden und in sie eingesenkt fortbesteht, scheint bei den Rhizocephalen des gesammte Gliederleib in den Mantel übergegangen zu sein, und bietet damit noch eine tiefere Stufe der Rückbildung.

Die Verhältnisse des Hautskelets der Crustaceen (eigentlich nur der Decapoden) behandelt Milne-Edwards Ann. sc. nat. III. xvi. S. 221. Das Hautskelet der Insecten, besonders der Thoracalabschnitt desselben ist von Audouin untersucht. Ann. sc. nat. I. i. S. 97. Entomologische Specialwerke liefern eine Fülle von detaillirten Beschreibungen.

Das Hautskelet von *Cirripedien* bietet ungeachtet seiner genetischen Uebereinstimmung mit dem Hautskelete anderer Crustenthiere mehrere belangreiche Eigenthümlichkeiten. Die einzelnen verkalkten Stücke, die bei den Lepadiden meist durch grössere weiche Parthien des gemeinsamen Mantels unter einander im Zusammenhang stehen, sind bei den Balaniden durch Nähte verbunden. Die Vergrösserung erfolgt beim Wachsthum des ganzen Gehäuses durch die einzelnen Stücke an ihren Rändern, bei den Balanen also an den Nahtverbindungen, sowie durch Anlegung neuer verkalkter Lamellen von innen her. Das Wachsthum des Gehäuses ist somit ein successives, und dadurch passt sich das Gehäuse seinen grösser werdenden Bewohnern an, ohne wie das verkalkte Hautskelet anderer Crustaceen, in periodischer Häutung abgeworfen zu werden. Eine gewisse Periodicität besteht jedoch auch hier, indem die Aulagerung neuer verkalkter Lamellen in regelmässigen, durch Streifungen der Skeletstücke sich äussernden Absätzen erfolgt, die nach Darwin wohl mit der die weicheren Theile des Integuments betreffenden periodischen Häutung zusammenfallen. Diese Eigenthümlichkeit einer partiellen Dauer und einer partiellen Häutung kann als Anpassung an die Lebensverhältnisse angesehen werden, indem die Cirripedien meist der Gewalt der Wogen ausgesetzt sind. Damit stimmt überein, dass bei einigen in Höhlungen lebenden (Alcippe, Cryptophialus, Lithotrya) eine vollkommene Häutung stattfindet. (Darwin, Balaniden S. 66).

Die Kalkstücke des Cirripediengehäuses sind zum Theile beiden Abtheilungen gemeinsam. Die beiden Plattenstücke, welche im Deckel der Balaniden lagern (Terga, die hintern, Scuta, die vordern) treffen sich ebenso bei den Lepadiden, bei denen noch ein die Rückenwand einnehmendes Stück (Carina) hinzukommt. Diese Stücke konnen auch durch mehrere kleinere vertreten sein. Das Kielstück der Lepadiden tritt bei den Balanen mit in den rohrenförmigen Theil des Gehäuses ein, dessen übrige Stucke sich mit dem Kiele ebenso wie unter sich verbinden.

Gliedmaassen.

§ 116.

Als Gliedmaassen werden bei den Arthropoden paarige, in der Regel gegliederte Anhangsgebilde bezeichnet, die mit den Metameren verbunden sind. Sie müssen in dorsale und ventrale unterschieden werden, von denen

die ersteren allerdings nur in sehr beschränktem Maasse vorkommen. Die Vertheilung dieser Gliedmaassen am Körper hängt mit der Metamerenbildung desselben zusammen, indem jedem Segmente ein Paar dieser in verschiedenem Grade ausgebildeten und symmetrisch angeordneten Gliedmaassen (Fig. 88. *A br. B p*) zukommt. Die Vorbereitung zu dieser Einrichtung ist schon bei den höheren Ringelwürmern nicht zu verkennen. Sie war dort ausgedrückt durch das Vorkommen von Fusstummeln. Bei den Arthropoden kommt sie zu einer vollkommneren Entwickelung, die einerseits durch die Gliederung dieser Anhänge (s. Fig. 90. *p*), andererseits durch die, einer Verschiedenheit der Function entsprechende Mannichfaltigkeit der Form in die Erscheinung tritt. In nicht geringem Grade drückt sich dadurch die verwandtschaftliche Beziehung aus, welche die Arthropoden zu den Anneliden besitzen.

Fig. 90.



Wie die niedere Bildung der Parapodien der Anneliden durch ihre homonome Reihenfolge ausgesprochen ist, so zeigt sie sich auch in den niederen Typen der Arthropoden, wie z. B. bei den *Myriapoden* und bei vielen *Crustaceen* (Phyllopoden u. a.). Es gibt sich ferner bei diesen Körperanhängen der Gliederthiere noch eine zweifache Erscheinung kund, die jedesmal die Tendenz zeigt, den vieltheiligen Organismus, wie ihn die Ringelwürmer besitzen, in einen einheitlichen umzubilden. Dadurch schwindet bei den Arthropoden immer mehr der unter den Würmern noch vielfach in hohem Grade deutliche Werth der Metameren als selbständiger auf eine Neubildung von Individuen abzielender Bildungen.

Die erste dieser Erscheinungen ist die **Metamorphose der Gliedmaassen** zu einer Reihe mannichfaltiger Gebilde, die den verschiedensten Functionen dienen; und zwar sehen wir die Form homodynamer Anhangsgebilde von den niederen Abtheilungen zu den höheren allmählich aus einem schwankenden Zustande in eine feste Gestalt übergehen, unter Beeinträchtigung der Mannichfaltigkeit der Form.

Die zweite Erscheinung ist die **Beschränkung der Zahl** der Körperanhänge in den höheren Abtheilungen, gleichlaufend mit der grösseren Ausbildung heteronomer Segmente oder mit der Entstehung von grösseren Körperabschnitten durch Verschmelzung einzelner Segmentgruppen.

Diese Gliedmaassen erleiden in den einzelnen Abtheilungen, wie schon vorhin im Allgemeinen angedeutet ward, eine Reihe merkwürdiger Umgestaltungen, so dass eine, einem bestimmten Körpersegmente zukommende Gliedmaasse, die bei einer Arthropodengruppe als Fuss, als Locomotionsorgan erscheint, in einer anderen als Kiefer, als Mundorgan auftritt oder auch sogar einen Tastapparat vorstellen kann. Selbst in diesen specielleren Beziehungen zu verschiedenen Functionen ergeben sich vielfache quantitative Abstufungen des physiologischen Werthes, die wieder in den Structur- und

Fig. 90. Querschnitt durch eine *Assel* mit einem Fusspaare. *p p'* Abdominalanhänge zur Bildung eines Brutbehälters. (Nach Lereboullet.)

Volumsverhältnissen sich ausdrücken, wie schon ein Blick auf die ausserordentlich mannichfaltigen Formverhältnisse, z. B. der Fussbildungen, lehrt. Bei dieser wechselnden Function und der daraus hervorgehenden Umformung des Gliedes ist es erklärlich, dass die Erkenntniss der morphologischen Gleichwerthigkeit nur aus der anatomischen Beziehung des betreffenden Theiles zu den Körpersegmenten selbst geschöpft werden kann. Bei einer vergleichend anatomischen Beurtheilung hat man daher auch hier vorerst von jeder physiologischen Bedeutung abzusehen, und kann diese erst in zweiter Reihe in Anschlag bringen, wenn es sich darum handelt, die Modification zu verstehen, die durch die geänderte Function am Organe aufgetreten ist.

Die vordersten Gliedmaassen, die zugleich ihre Nerven vom oberen Schlundganglion empfangen, heissen *Antennen*, sie liegen zwischen Mund und Auge, und fungiren häufig als Fühler, obgleich sie auch zahlreichen andern Verrichtungen untergeben sein können. Zwei Paare besitzen *Crustaceen*. Es sind die zuerst auftretenden Gliedmaassen, die bei der Naupliusform der Entomostrakenlarven als Locomotionsorgane fungiren. Das zweite Paar behält diese Function bei den Daphniden.

Ein einziges Antennenpaar ist bei den *Tracheaten* vorhanden, bei den Arachniden erscheinen sie, entsprechend der Rückbildung des Kopftheiles zu den Mundorganen gezogen, und stellen die sogenannten Klauenfühler vor.

Die übrigen, den einzelnen Segmenten zukommenden Gliedmaassen, scheiden sich vornehmlich in zwei Gruppen, die den vordern Körpersegmenten angehörigen ordnen sich in der Nähe des Mundes zu Fressorganen an, die folgenden dienen grösstentheils der Locomotion. Da auch die Mundorgane, z. B. bei Crustaceen, vielfach als Locomotionswerkzeuge dienen können, oder zuerst als solche auftreten, ehe sie die Umwandlung in Kiefertheile erleiden, so kann die gesammte Folge dieser Gebilde mit dem Namen der F ü s s e bezeichnet werden. Sie erhalten ihre Nerven vom Bauchmarke, wodurch sie sich von den Antennen auch dann unterscheiden lassen, wenn ihr übriges Verhalten ihre Deutung zweifelhaft lässt.

Für eine Vergleichung dieser Abtheilung der Gliedmaassen in den einzelnen Classen der Arthropoden fehlen bis jetzt noch sichere Anhaltepuncte, da die bezüglichen spärlichen Untersuchungen sich meist innerhalb einer Classe bewegten, oder nur einzelne Formen aus verschiedenen Classen herausgriffen. Wir müssen daher vorläufig davon absehen, ein für alle Arthropoden gültiges Schema der Beziehungen der Gliedmaassen aufzustellen. Dagegen ist für die innerhalb der einzelnen Classen waltenden Umwandlungen genauere Erkenntniss erlangt.

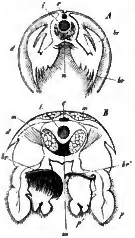
Die bei den *Krustenthieren* in den einzelnen Abtheilungen wachsende Zahl der Metameren steht in inniger Verbindung mit der Verschiedenheit der Zahlenverhältnisse der Füsse, und deren Beziehungen zu einzelnen grössern Leibesabschnitten. Die zwei ersten Paare werden durchgehend zu Mundorganen umgewandelt, und stellen die sogenannte Mandibel und Maxille vor. Das folgende Paar bildet bei den Entomostraken eine Uebergangsform zu den locomotorischen Füssen, indess es bei den Malacostraken als zweite Maxille erscheint. Die hierauf folgenden stellen bei den Entomostraken Ruderfüsse

vor (zahlreicher bei den Phyllopoden vorhanden, auf 6 Paare bei den Cirripedien, auf 5 Paare bei den Daphniden reducirt). Bei den Malacostraken bilden die drei ersten Paare davon die Kieferfüsse, fünf darauf folgende stellen die locomotorischen Gehfüsse vor, und ebenso viele bilden die Anhänge des sogenannten Postabdomens, welche meist als Schwimmfüsse sich darstellen. Da wo sie rudimentär erscheinen und dadurch wenig zur Locomotion beitragen, werden sie auch als Afterfüsse bezeichnet. Ein letztes Paar bei den Decapoden, in breite Platten umgewandelt, stellt die Seitenanhänge der sogenannten Schwanzflosse vor, deren mittlerer Abschnitt vom letzten Körpersegmente gebildet wird. Die Gestalt dieser Gliedmaassen entspricht ihrer verschiedenartigen Function. Als breitere Gebilde erscheinen sie bei den Phyllopoden (Fig. 91. *br*), auch am Postabdomen der Stomapoden. Es sind hier meist die Basalstücke, welche den grössten Theil der Gliedmaassen darstellen, indess die an den gestreckten Gliedmaassenformen den Hauptabschnitt bildende Folge von Gliedern, entweder nur als ein wenig gegliederter unansehnlicher Anhang erscheint, oder einen ungegliederten Fortsatz vorstellt. An den Mundgliedmaassen der Malacostraken erhält sich die Form des Phyllopodenfusses am wenigsten verändert.

Eine schärfere Scheidung ist bei den *Tracheaten* eingetreten, zugleich mit bedeutender Reduction der Zahl in den meisten Abtheilungen. Das erste Paar dieser Gliedmaassen der *Arachniden* erscheint als Kieferstück, häufig ein fühler- oder fussartiges Gebilde darstellend, bei den Scorpionen mit mächtigem Scheerenende versehen, ebenso auch bei manchen Milben. Die übrigen vier Paare von Anhängen des Cephalothorax sind meist in übereinstimmender Bildung als Füsse wahrnehmbar. *Myriapoden* und *Insecten* besitzen das erste Paar der Mandibeln in Gestalt gegeneinander wirkender hakenförmiger Gliedstücke, die bei der Umwandlung des Kauapparates in Saugorgane bedeutende Veränderungen erleiden. Von den zwei folgenden Kieferpaaren (Maxillen) erhält sich das erste am häufigsten als Kauwerkzeug, indess das zweite in der Regel zu einem als Unterlippe bezeichneten Gebilde verwächst, und nur bei wenigen, z. B. bei den Orthopteren, gesondert bleibt. Eine Verwachsung an beiden Maxillenpaaren bieten manche Myriapoden (Chilognatha) dar, indess bei anderen (Chilopoda) nur das zweite Maxillenpaar, wie bei den Insecten, verschmilzt. Bei der Umwandlung in Saugwerkzeuge sind auch diese beiden Gliedmaassenpaare in hohem Grade betheiligt. Die übrigen Gliedmaassen dieser Kategorie sind bei den Insecten auf drei Paare beschränkt, und nur während des Larvenzustandes findet sich (bei Larven der Lepidoptera und mancher Hymenoptera) auch noch an andern Segmenten eine Anzahl von weichern Fusstummeln, die bei der Locomotion zwar wesentlich thätig, aber in ihrem Verhalten von den drei gegliederten vordern Fusspaaren bedeutend verschieden sind, und vielmehr an die Fusstummeln der Würmer erinnern. Dass jene drei Fusspaare der Insecten auch bei den Myriapoden während des Larvenzustandes (Newport) eine Zeit lang die einzigen sind, ist eine bedeutungsvolle, auf eine engere Verbindung mit den Insecten hinweisende Thatsache. Diese drei Paare ergeben sich hieraus als eine um vieles früher erworbene Einrichtung als

die folgenden Fusspaare, die den Insecten abgehen. Die Scheidung von den zu Mundorganen umgewandelten Gliedmaassen ist zwar in der Regel vollständig, von Bedeutung ist aber, dass in manchen Fällen das erste Fusspaar noch als Kieferfuss erscheint, so bei den Larven der Phryganiden, wo es an der Seite des Kopfes getragen wird (ZADDACH). Ausser diesen Gliedmaassen, den Antennen und Füssen, bestehen noch Anhangsgebilde, die der Dorsalregion angehören oder bei mehr ventraler Lagerung doch über den Füssen sich finden. Diese Gebilde dürften von den dorsalen Parapodien der Ringelwürmer abzuleiten sein, wie sie denn auch ganz dieselbe Verschiedenheit der Beziehungen zum Körper bezüglich ihrer Ursprungsstelle darbieten. Während sie aber bei den Würmern bei aller Mannichfaltigkeit der besonderen Gestaltung sich in functioneller Beziehung im Ganzen ziemlich gleichartig verhalten, treffen wir sie bei den Arthropoden in sehr verschiedenen Verrichtungen an, und ausser der Locomotion ist es vor Allem die Athmung, für welche sie Bedeutung besitzen.

Fig. 91.



Den *Krustenthieren* scheinen diese Gebilde zu fehlen, wie sich denn in der verbreiteten, auch den Antenneu zukommenden Gabeltheilung der Gliedmaassen ein etwas verschiedener Typus ausdrückt. Jeder der beiden Aeste geht verschiedene Modificationen ein (Fig. 91. *A. br' br. B. p p'*) und kann sich mehr oder minder rückbilden.

Unter den *Tracheaten* finden sich respiratorische Anhangsgebilde nur bei im Wasser lebenden Larven mehrerer Insectenfamilien aus der Abtheilung der Pseudo-Neuroptera vor, wo sie als blatt- oder fadenförmige, einfache oder büschelförmig gruppirte Fortsätze (Tracheenkiemen) auftreten. Dagegen ist in grösserer Verbreitung eine Kategorie von Dorsalanhängen, welche keine respiratorische Bedeutung besitzt; das sind die Flügel der Insecten. Da wir sie nur an jenen Körpersegmenten antreffen, welche bei den erwähnten Neuropteren keine Tracheenkiemen tragen, so wird man in ihnen keine blos für die geflügelten Insecten sich ergebenden Neugebilde, sondern vielmehr die Homologa jener anderen Dorsalanhänge zu erkennen

Fig. 91. Querschnitte durch Krustenthiere. *A* Eines *Phyllopoden* (Limnetis). Der Schnitt geht durch das Segment, welches das erste Fusspaar trägt. *i* Darmcanal. *c* Herz. *n* Bauchmark. *d* Beiderseits um den Körper fortgesetzte Integumentduplicatur, welche die Schale bildet. *br* Schwimmfuss mit einem aufwärts gerichteten Aste, *br'* als Kieme fungirend. (Nach GRUBE.) *B* Querschnitt durch das Abdomen von *Squilla*. *i, c, n* wie in *A*. *m* Muskeln. *d* Integumentduplicatur. *p* äusserer Fussast, *p''* innerer Ast. *br* Kieme. *br'* Träger der Kiemenblättchen. (Nach MILNE-EDWARDS.)

haben. Die Voraussetzung, dass der Flügel nicht sofort als solcher entstand, sondern aus einem Organe, dem eine andere functionelle Bedeutung zukommen musste, durch allmähliche Umwandlung sich hervorgebildet habe, ist durchaus nothwendig, wie denn auch die Anlage des Organs besonders in den niederen Abtheilungen der Neuropteren mit der Anlage der Kiemenblättchen manche Uebereinstimmung bietet.

Die Uebereinstimmung des morphologischen Werthes der Flügel als dorsaler Gliedmaassen mit den ventralen Gliedmaassen gibt sich in manchen Fällen auch in der Gliederung kund, die wir freilich nicht von einem gegliederten Primitivzustand abzuleiten, sondern als eine durch Anpassung entstandene Einrichtung zu betrachten haben werden. Diese Gliederung findet sich an den einschlagbaren Flügeln, z. B. der Coleopteren, der Forficuliden und trifft in beiden Fällen mit der Umwandlung des vordersten Flügelpaares in Flügeldecken zusammen, von welchem Zustande sie abhängig zu sein scheint.

Zu einer Vergleichung der Gliedmassen der Arthropoden bedarf es vor Allem einer durchgreifenden Erkenntniss der Vorgänge bei der Differenzirung der Metameren, die nicht immer in einer continuirlichen Reihe entstehen, sondern häufig durch Theilung bereits gebildeter oder durch Neubildung zwischen bereits differenzirten hervorgehen, und im letzteren Falle wie eingeschobene Glieder sich darstellen.

Einen Versuch zur Vergleichung hat W. Zenker (A. Nat. 1851) gemacht, und in Folgendem die vorzüglichsten Modificationen der der ventralen Körperhälfte angehörigen Gliedmassen zusammengestellt. M soll dabei die Kiefer, P die Füsse, p die Afterfüsse bezeichnen, die fusslosen Segmente sind durch — charakterisirt.

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7—11.	12—15.
Flusskrebs	M I.	M II.	M III.	M IV.	M V.	M VI.	P I – V.	p I—IV.
Assel	M I.	M II.	M III.	M IV.	P I.	P II.	P III—VIII.	p I—IV.
Scorpion	P I.	P II.	P III.	P IV.	—	—	—	—
Insect.	M I.	M II.	M III.	P I.	P II.	P III.	—	—

Ueber die Homologie der Gliedmaassen der Krustenthiere besonders mit Beziehung auf die Larvengliedmaassen s. Claus' Copepoden.

Zur Erkenntniss der bald als zum Kauen, bald als zum Saugen umgebildete Mundorgane erscheinenden vordersten Gliedmassenpaare der Insecten hat J. C. Savigny das Fundament gelegt. Mémoires sur les animaux sans vertèbres. Première Partie. fasc. I. Paris 1816.

Wenn die Körperanhänge der Insecten bei fast allen ausgebildeten Zuständen nur in beschränkter und bestimmter Zahl vorkommen, so sind jene Formen um so bemerkenswerther, bei denen das vollendete Insect an solchen Segmenten, die bei den übrigen der Gliedmaassen entbehren, noch hieher zu rechnende Anhänge trägt. Dadurch wird beurkundet, dass sich hier ein an die Crustaceen sich anschliessender Zustand erhalten hat, der bei den übrigen Insecten verschwunden. Als Beispiel hiefür kann ein Staphylinide (Spirachta Eurymedusa) angeführt werden, dessen Abdomen mit drei Paaren mehrgliedriger Anhänge besetzt ist.

Bezüglich der dorsalen Gliedmaassen und ihrer Ableitung von den dorsalen Fussstummeln der Würmer ist noch zu ermitteln, inwiefern die Dorsalkiemen der Würmer mit jenen der Krustenthiere vergleichbar sind, wobei es vor Allem auf eine genaue Vergleichung der letzteren Organe ankäme. Dass die Kiemen der Krustenthiere unter sich sehr mannichfaltige Anhangsgebilde sind, aus den verschiedenartigsten Anpassungs-

momenten hervorgegangen, ist wahrscheinlich. Meist ist ein Ast der primitiven Gliedmaasse dazu umgebildet, der somit schwer hieher bezogen werden kann.

Bestimmter treten die Flügel der Insecten als dorsale Gliedmaassen auf (Oken). Beide Paare besitzen die gleichartigsten Verhältnisse bei den Neuropteren. In den übrigen vierflügligen Ordnungen sind sie grösseren Differenzirungen unterworfen. Ausser Grössenverschiedenheiten, die schon bei Hymenopteren und Lepidopteren meist in einem Ueberwiegen des ersten Paares sich zeigen, ergeben sich noch solche im Bau. Bei den Orthopteren erscheint das erste Flügelpaar häufig nur als Deckorgan des zweiten, deutlicher bei den Käfern, deren zweites Paar häufig rudimentär wird. Die Hemipteren bieten eine ähnliche Differenzirung. Nur das vordere Flügelpaar besitzen die Dipteren, bei denen ein hinteres Paar noch spurweise in den sogenannten Schwingkölbchen (Halteres) sich forterhält. Dagegen ist nur das hintere, am dritten Thoracalsegmente befestigte Flügelpaar bei den Strepsipteren erhalten.

Muskelsystem.

§ 117.

Die **Muskulatur** des Körpers bietet bei den Arthropoden nicht mehr jenes gleichartige Verhalten einzelner Rings- oder Längsfaserschichten, wie wir sie am Hautmuskelschlauche der Würmer, selbst der Anneliden unterschieden. Vielmehr ist hier eine Sonderung eingetreten, und die Muskulatur besteht bereits aus einer Summe einzelner von einander getrennter Faserbündel, die wir als Muskelindividuen ansprechen dürfen. Der Hautmuskelschlauch hat sich hier zu einem **Muskelsystem** umgebildet. Da das Skelet der Arthropoden ein äusseres ist, nehmen die Muskeln ihre Ursprungs- und Ansatzstellen im Innern der Hohlcylinder oder Cylinderabschnitte, als welche sich sowohl die Körper- als die Gliedmaassensegmente darstellen. Sowohl in der Zahl der einzelnen Muskeln als in der mannichfachen Anordnung derselben bietet das Muskelsystem eine sehr hohe Entwickelungsstufe, die immer der verschiedenartigen Bedeutung der Körpersegmente und der verschiedengradigen Ausbildung derselben entsprechend sich verhält und in gleicher Weise von der Muskulatur der Ringelwürmer differirt, wie diese durch die mehr homonome Segmentbildung von der heteronomen der Arthropoden sich unterscheiden.

In jenen Formen der Gliederthiere, deren Metameren durch mehr oder minder entwickelte gleiche Beschaffenheit einen niederen Typus zeigen, wie bei den Phyllopoden, den Myriapoden, den Larven vieler Insecten, ist daher auch die Anordnung des Muskulatur eine gleichartige, und in jedem Körpersegmente erscheint die Muskulatur als eine Wiederholung des Vorhergehenden. Bei einer gänzlichen Verkümmerung der Segmentbildung, wie z. B. bei den Schmarotzerkrebsen, Milben u. s. w., zeigt auch die Anordnung der Muskeln eine entsprechend niedere Stufe.

Erst durch die ungleichartige Entwickelung einzelner Metameren, sowie durch die Verschmelzung einiger oder mehrerer derselben zu einem grösseren Körperabschnitte kommt auch eine entsprechende Anordnung der betreffenden Muskeln zu Stande. Es ordnen sich die einzelnen Muskeln nicht blos in

der Weise, dass sie von einem Segment zum andern verlaufen und eine nur durch die Ansatzstellen in jedem Segmente unterbrochene Längsschichte vorstellen, die vorzüglich auf der Rück- und Bauchseite des Körpers entwickelt ist, sondern besondere Muskelparthien gruppiren sich noch für die seitlichen Bewegungen des Körpers und für die Bewegung der Gliedmaassen. Die Ausbildung der für letztere bestehenden Muskulatur steht zu ihrer Leistungsfähigkeit in geradem Verhältnisse und bietet zumeist ein sehr complicirtes Detail. Am entwickeltsten sind diese Muskeln bei den Insecten, deren Thoraxraum fast vollständig durch sie ausgefüllt wird. Auch die mächtigen Füsse vieler *Crustaceen* bedingen eine reich entfaltete Muskulatur. Die zur Bewegung der Körperanhänge (Füsse oder Flügel) bestimmten Muskeln inseriren sich häufig an besondere, von den betreffenden Theilen der Chitinhülle jener Gliedmaassen nach innen gerichtete Fortsätze, welche sowohl als Verlängerungen des Hebelarmes erscheinen, als auch zur Vergrösserung der Insertionsfläche dienen. Sehr häufig stellen diese Verlängerungen sehnenartige Gebilde dar.

Das Zahlenverhältniss der Muskeln sowie ihre Anordnung erleidet bei den einer Metamorphose unterworfenen Arthropoden oft beträchtliche Veränderungen. Dies gilt sowohl für die progressive als für die regressive Form. Bei der ersteren ist die Veränderung eine Differenzirung in ungleichwerthige Gruppen; bei der letzteren eine Rückbildung grösserer Parthien, wie solches bei den parasitischen Crustaceen, auch bei festsitzenden Formen derselben, sich trifft.

Die Muskulatur der Arthropoden besteht aus quergestreiften Fasern. Solche finden sich übrigens auch an den anderen Organen, die mit Muskellagen versehen sind.

Da am Muskelsysteme durch die Anpassung bedeutendere Veränderungen hervorgerufen werden, als an anderen Organsystemen, so ergeben sich für einzelne Zustände nicht leicht zu deutende Muskelvorrichtungen, die fast wie Neubildungen sich ausnehmen. Dahin gehören z. B. die Schalenmuskeln der Cirripedien, die Schliessmuskeln der Schalen der Ostracoden.

Hinsichtlich des näheren Verhaltens besonders der Anordnung der Muskeln sind selbst innerhalb der engeren Abtheilungen vergleichende Gesichtspuncte noch nicht gewonnen, indem die meisten hierauf bezüglichen Arbeiten nur die Functionen im Auge hatten. Am genauesten ist das Muskelsystem bei einzelnen Insecten beschrieben, von Lyonet bei der Raupe von Cossus ligniperda, wo 1875 einzelne Muskeln vorkommen, ferner von Strauss-Dürckheim beim Maikäfer. — In neuerer Zeit sind gleichfalls mehrfache Muskelgruppen verschiedener Arthropoden beschrieben worden. Wir müssen von diesen der Vergleichung entbehrenden Darstellungen hier Umgang nehmen.

Organe der Empfindung.

Nervensystem.

§ 118.

Das Nervensystem der Arthropoden leitet sich von jenem der Anneliden ab, indem es in seinen Grundzügen mit diesem vollständig im Einklang

sich findet. Wir treffen also auch hier eine über dem Schlunde lagernde Ganglienmasse als Kopfganglion oder Gehirn, von welcher zwei Commissuren den Schlund umgreifen, um, mit einem ventralen Ganglion sich verbindend, einen Nervenschlundring herzustellen. Von dem untern Ganglion aus erstreckt sich eine durch Längscommissuren verbundene Reihe von Ganglien als Bauchganglienkette längs der ventralen Innenfläche des Leibes nach hinten. Das Uebergewicht des Kopfganglion über die ventralen Ganglien, schon bei Ringelwürmern vielfach wahrnehmbar, wird bei den Arthropoden im Allgemeinen noch ausgeprägter, und dieser zum Theile durch die Beziehungen zu höher entfalteten Sinneswerkzeugen bedingte Umstand lässt es begreifen, wenn man in der dorsalen Schlundganglienmasse etwas dem Gehirne der Wirbelthiere Aehnliches hat erkennen wollen. Von einer solchen Anschauung geleitet, verglich man dann auch die Bauchganglien, als Bauchmark, mit dem Rückenmarke des Vertebraten, und hat diese Bestrebungen sogar noch weiter auszuführen gesucht. Diese den wahren Aufgaben der vergleichenden Anatomie ganz entgegengesetzten Versuche ignoriren die gänzliche Verschiedenheit des Typus, der bei Arthropoden und Wirbelthieren sich ausprägt, und in beiden auf verschiedene Weise seine Organe sich aufbaut. Wie sehr also auch manche functionelle Beziehungen auf jene Analogien hinweisen, so ist nicht zu vergessen, das das »Gehirn« der Arthropoden dem Gehirn der Wirbelthiere ebenso fremd ist wie das Bauchmark dem Rückenmark, dass, mit andern Worten, beiderlei Erscheinungsweisen des Nervensystems von sehr weit auseinander liegenden Anfängen hervorgehen. Wenn wir daher das obere Schlundganglion als »Gehirn« bezeichnen, so soll damit keineswegs irgend eine anatomische Vergleichung mit dem so benannten Theil des Nervensystems der Vertebraten ausgedrückt sein.

Die Massenentfaltung des Gehirns steht, wie oben angedeutet, in directem Zusammenhang mit der Entwickelung der höheren Sinnesorgane, besonders der Sehwerkzeuge, und zeigt ihre Modificationen zum grossen Theile von diesen abhängig. Auch die Bauchganglienkette, das Bauchmark, erleidet wesentliche Modificationen, bei denen sich aber überall eine gesetzmässige Abhängigkeit von dem Zustande der Metameren des Körpers nicht verkennen lässt. Das Vorhandensein gleichartiger Metameren (bei vielen Krustenthieren, den Myriapoden und Insectenlarven) bedingt auch eine gleichartige Bildung der Ganglien des Bauchstranges und eine Aufeinanderfolge in gleichmässigen Abständen. Diese Bildung schliesst sich am innigsten an jene der Ringelwürmer an. Sobald aber einzelne Körpersegmente eine von den andern verschiedene Ausbildung zeigen, oder wenn durch Verwachsung einzelner Segmente unter einander eine neue, gleichsam secundäre Gliederung des Körpers in grössere Abschnitte erfolgt (höhere *Crustaceen*, *Arachniden*, *Insecten*), dann zeigt sich auch an dem Bauchstrange des Nervensystems die vorwiegende Entwickelung einzelner Ganglien oder die gegenseitige Annäherung einzelner Gruppen derselben, die nicht selten bis zur völligen Verschmelzung in mehrere grössere Ganglien oder zur Bildung einer einzigen grossen Bauchmarkmasse führt.

Die Ganglien der Bauchganglienkette sind ursprünglich paarig, durch eine Quercommissur verbunden, wie bei den Ringelwürmern. Durch Verkürzung dieser Quercommissuren tritt eine Annäherung und schliessliche Verschmelzung ein. An vielen dieser anscheinend einfachen Ganglion ist die Zusammensetzung aus zweien noch nachweisbar.

Das peripherische Nervensystem entsteht aus den durch Ganglienzellen ausgezeichneten Anschwellungen des centralen, nämlich des Gehirns und der Bauchkette. Die Nerven treten entweder unmittelbar aus dem ganglionären Abschnitte heraus, oder sie nehmen noch eine Strecke weit ihren Verlauf mit den Längscommissuren, um erst von diesen abzugehen.

Die höheren Sinnesnerven nehmen in der Regel ihren Ursprung von dem Gehirnganglion. Das gilt vorzüglich für die Nerven der Augen und der Antennen, nicht jedoch für die mannichfaltigen Hörorgane, welche, bei sehr verschiedenartiger Lagerung mit verschiedenen Nerven verbunden sein können.

Neben den für die Muskulatur und das Integument bestimmten Nerven gibt es noch solche für die Eingeweide, von denen die dem Tractus intestinalis zugetheilten am genauesten bekannt sind. Diese letzteren schliessen sich zum Theil an die bei den Anneliden bestehenden Einrichtungen an. Da ihrem Verlaufe eigene Ganglien eingebettet sind, stellen sie ein in gewissem Grade selbständiges Nervensystem vor, das man als »Mundmagennervensystem« bezeichnete und in seinen functionellen Beziehungen dem Nervus vagus der Vertebraten zu vergleichen versucht hatte. Ein besonderes, vorzugsweise bei den Insecten bestehendes Eingeweidenervensystem nimmt seine Wurzeln von den Ganglien des Bauchmarks, während das erstere mit dem Kopfganglion in Verbindung steht. Es ist einem sympathischen Nervensystem verglichen worden, mit dem es functionell, wie auch im anatomischen Verhalten einige Aehnlichkeit besitzt.

Die Bemühungen der Anatomen zwischen dem centralen Nervensysteme der Gliederthiere und dem der Wirbelthiere Beziehungen aufzudecken, beschränkten sich nicht blos auf die Annahme einer die anatomische Erkenntniss um gar nichts fördernden Analogie, sondern gingen viel weiter, indem sie zur Erklärung der so ausserordentlichen Lageverschiedenheit, Wanderungen des Nervensystems annahmen. All' diese Versuche konnten natürlich zu keiner Lösung führen, selbst nicht die Annahme von Geoffroy St. Hilaire, dass die Bauchfläche der Arthropoden der Rückenfläche der Wirbelthiere entspräche, dass die Gliederthiere somit auf dem Rücken liefen! In demselben Maasse, in dem eine allgemeine Vergleichung des Nervensystems von Glieder- und Wirbelthieren unmöglich ist, muss auch eine Vergleichung einzelner Theile desselben als unstatthaft bezeichnet werden. Das Rückenmark der Wirbelthiere kann nicht aus dem Bauchmarke eines Arthropoden hervorgegangen sein, und ebenso wenig bildet sich ein Abschnitt des Rückenmarkes aus einem Ganglion des Bauchmarkes. Dasselbe gilt für die Beziehungen der oberen Schlundganglien zum Gehirn der Wirbelthiere. Eine spätere Zeit wird gewiss im Stande sein, die bis jetzt schon bei vielen Arthropoden als sehr complicirt erkannte Structur der oberen Schlundganglien auch auf ihre functionellen Beziehungen zu erforschen, und, den einzelnen Theilen ihre Verrichtungen nachweisend, die Verschiedenheiten des Baues mit der Verschiedenheit der Leistung in Einklang zu

bringen. Für jetzt ist kaum erst der Weg zu diesem Ziele gefunden. Um so befremdender ist es, wenn sogar Theile des Arthropodengehirns mit dem nach dem oben Bemerkten morphologisch ihm völlig fremden Wirbelthiergehirne zusammengestellt worden, und von einem Cerebelium, von Seh- und Vierhügeln die Rede ist.

Die **Bildung der Bauchganglienkette** steht mit der Metamerenbildung in Zusammenhang. Die einzelnen Ganglien des Bauchmarks sind die Centralorgane der bezüglichen Metameren, und darin wiederholen sie die oberen Ganglien, welche die Ganglien des primitiven Kopfsegments sind. Ebensowenig wie bei gegliederten Würmern ist die Bauchganglienkette der Arthropoden durch eine Einlagerung von Ganglienzellen in eine praeexistirende ventrale Commissur der oberen Ganglien, und durch Wiederholung dieser Einrichtung hervorgegangen. Jene Commissuren sind bei Arthropoden (Krebsen) sehr verbreitet wahrzunehmen, aber ohne directe Beziehungen zum ganglionären Theil des Bauchmarkes, und können so als Zeugnisse für die von jener Commissur unabhängige Entstehung der Bauchmarkbildung dienen.

Die genauesten Untersuchungen über die feinere Structur des Nervensystems der Arthropoden verdanken wir LEYDIG, der zugleich wichtige Andeutungen über functionelle Verhältnisse gibt. Von diesem Forscher wird das erste Ganglion des Bauchmarks von letzterem getrennt und als »untere Hirnportion« dem oberen Ganglion, dem Gehirn zugerechnet. LEYDIG stützt sich dabei auf eine Verschiedenheit im Baue dieses ersten ventralen Ganglions von den übrigen. Das Wesentliche dieser Differenz beruht in dem Vorkommen einer grösseren Anzahl von Quercommissuren, und einem daraus hervorgehenden complicirteren Charakter jenes ersten Nervenknoten (Handb. d. Vergl. Anat. I. S. 230). Hier dürfte zu erwägen sein, ob diese »Complication« nicht einer Verschmelzung mehrerer Ganglien ihre Entstehung verdankt, die einer Vereinigung mehrerer Körpersegmente entspräche. Wenn wir beachten, dass der Kopf der Insecten — und auf diese (Käfer) bezieht sich die Angabe speciell — nicht ein einziges Ursegment vorstellt, sondern wie schon die aus mehrfachen Gliedmaassenpaaren hervorgegangenen Mundtheile bezeugen, eine Mehrzahl von Segmenten in sich aufgenommen hat, so erklärt sich daraus vollkommen eine grössere Complication des diesen Leibestheilen zukommenden Abschnittes des Bauchmarks. Jener erste Nervenknoten wird dann aus ebensovielen primitiven Ganglien bestehen müssen, als primitive Segmente zum Kopfe verwendet sind. (Vergl. auch das oben bezüglich des ersten Ganglions der Hirudineen Geäusserte. S. 198).

Eine Scheidung der verschieden fungirenden Faserstränge im Bauchmarke wurde von NEWPORT behauptet, indem er zeigte, dass ein oberes und ein unteres Paar von Nervensträngen vorkomme, von denen das obere sich nicht an der Bildung der Ganglien betheilige und nur über dieselben hinweglaufe, während das untere Nervenstrangpaar in die Ganglienbildung eingehe. Aus der Vergleichung dieses Befundes mit den Verhältnissen des Rückenmarkes der Wirbelthiere, bei welchem wir auf Grund des BELL'schen Lehrsatzes die unteren, resp. vorderen Stränge als motorische kennen, die oberen, resp. hinteren, welche mit den Spinalganglien verbunden sind, als sensible, geht hervor, dass bei den Arthropoden ein ähnliches Verhältniss sich findet, und dass die früher vermuthete Analogie der Bauchstrangganglien der Arthropoden mit den Spinalganglien der Wirbelthiere Wahrscheinlichkeit für sich gewinnen könne. LEYDIG gibt nun zwar zu, dass es Fasern gebe, die über das Ganglion hinweglaufen oder durch es hindurchtreten, scheint aber seinen Untersuchungen zufolge die NEWPORT'sche zum Theile auch auf die Structur der Ganglien gestützte Meinung nicht durchweg festhalten zu können. Nach LEYDIG besitzen die Ganglien den aus Zellen bestehenden Theil ihrer Substanz an der Peripherie, von wo die Zellen mit ihren Fortsätzen nach dem Centrum des Ganglion gerichtet sind. Das Innere des Ganglion wird grösstentheils von fein molekulärer Substanz gebildet. In diese geht ein Theil der Fasern des Bauchmarks über, ein anderer Theil durchsetzt das Ganglion, um sich, mit andern zu einem Nervenstämmchen verbun-

den, peripherisch zu verbreiten, und noch ein anderer Theil verläuft zur nächsten Längscommissur.

Bezüglich des **histiologischen Verhaltens** des Nervensystems der Arthropoden ergeben sich gleichfalls mancherlei Anschlüsse an die Ringelwürmer. In den centralen Theilen, den Ganglien, finden sich überwiegend Zellen, die, wie Ehrenberg zuerst im Gehirn von Käfern fand, einen Fortsatz ausschicken. Diese Ganglienzellen sind in verschiedene Gruppen geordnet, die besonders bei voluminöseren Centraltheilen sehr ausgeprägt sind, und diesen Organen eine complicirte Structur verleihen. Dadurch werden an jenen wieder einzelne Abschnitte unterscheidbar. — Ausser in diesen Centralorganen kommen Ganglienzellen auch im Verlaufe der Eingeweidenerven vor. Die faserigen Elemente des Nervensystems, wie sie in den Commissuren und in der peripherischen Verbreitung der Nerven sich finden, geben mehrere verschiedene Zustände zu erkennen. Der eine davon wird durch helle und bedeutend stärkere Fasern repräsentirt, in denen eine Differenzirung in einen centralen und einen peripherischen Theil vor sich gegangen ist. Der andere umfasst feinere, mit molekulärer Substanz gleichartig gefüllte Fasern, die bald heller, bald dunkler sind. Nicht überall lassen sich die Nerven in diese Elemente zerlegen, in vielen Fällen besteht der Nerv selbst aus einer mehr gleichartigen Substanz, oder es deutet eine Längsstreifung eine feinere Zusammensetzung an. Selbst an den Längscommissuren der Bauchganglien ist sehr häufig diese geringe Sonderung vorhanden. Als Umhüllung der Nerven besteht ein besonderes Neurilemm, welches sowohl den peripherischen als den centralen Theilen zukommt und als ein doppeltes, inneres und äusseres nachgewiesen worden ist. Das äussere Neurilemm ist zelliges Bindegewebe (Blasengewebe). Soweit auch die Fortschritte bezüglich der Kenntniss der Textur des Nervensystems der Gliederthiere, vorzüglich durch Leydig's Forschungen, gediehen sind, so fehlt doch noch ausserordentlich viel, ehe uns gestattet sein wird, eine Gesetzmässigkeit in der Vertheilung der verschiedenen Formen von Fasern zu erkennen, und die in den höheren Ordnungen genauer gekannten Verhältnisse mit den bei niederen Arthropoden bestehenden in Einklang zu bringen.

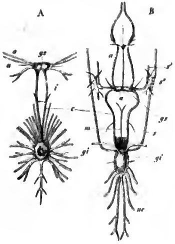
Ueber das histiologische Verhalten ist zu vergleichen Helmholtz, de fabrica systematis nervosi evertebratorum. Berol. 1842; Häckel, De telis quibusdam astaci, auch in A. A. Ph. 1857. S. 469. — Leydig, Handb. d. Vergl. Anat. I. S. 214; dessen Tafeln z. vergl. Anat. Taf. V—IX. Owsjannikow, Ann. sc. nat. IV. xv. S. 129. Der letztere lehrte an Querschnitten des Bauchmarks vom Hummer sowohl den Zusammenhang der Fasern mit Ganglienzellen als auch eine dem Rückenmarke der Vertebraten analoge Textur kennen.

§ 119.

Im Nervensystem der *Crustaceen* ergeben sich Eigenthümlichkeiten durch Verkürzung oder ansehnliche Verlängerung der Commissuren, wodurch die Ganglien einander genähert oder weiter von einander entfernt werden. Nicht minder zeigt sich die Gliederungsweise des Körpers häufig von Einfluss auf die Gestaltung der Bauchganglienkette, doch ist dies nicht immer der Fall, wie die Copepoden lehren, bei denen ein Theil eine aus sieben Ganglien bestehende Bauchkette besitzt (Calaniden), indess sie bei anderen (Corycaeiden) zu einer einzigen, dem Gehirne dicht angeschlossenen Masse umgebildet ist. Da Gehirn und Bauchmark hier eine einzige, nur durch eine den Schlund durchlassende feine Oeffnung in zwei Theile unterscheidbare Masse bilden, so ergibt sich hier der höchste Grad der Concentration des Nervensystems. — Eine Rückbildung zeigen die parasitischen Copepoden,

bei denen mit dem Schwinden der Augen und Antennen auch das Gehirn reducirt wird. — Es verschwindet jedoch das typische Verhalten auch da nicht völlig, sondern ist nur durch Volumminderung modificirt, und im äussersten Falle wird das Gehirn durch eine blosse Commissur vorgestellt. Auch bei den Cirripedien bestehen hinsichtlich des Bauchmarks verschiedene Verhältnisse, da bei den Lepadiden 4—5 einzelne die Cirren versorgende Ganglien vorkommen, indess die Balaniden durch eine Verschmelzung der Bauchganglienkette in einen einzigen Nervenknoten (Fig. 92. *B gi*) ausgezeichnet sind. Doch wird auch hier noch durch die bedeutende Entwickelung der Schlundcommissuren (c) eine ziemliche Verschiedenheit von den Copepoden gebildet. Bei den *Ostracoden* erhält sich die Ganglienkette des Bauchmarks, wenn auch nur auf mehrere Ganglienpaare beschränkt, und am wenigsten weit von der Urform haben sich die Phyllopoden unter den *Branchiopoden* entfernt, bei denen das Bauchmark meist aus einer grösseren Zahl von Ganglienpaaren zusammengesetzt wird, die sich regelmässig auf die Segmente vertheilen. Die vorhandenen Quercommissuren, sowie die Längscommissuren nehmen gegen das Ende zu bis zur allmählichen Annäherung der Ganglien ab. Die den Daphniden zukommende geringere Segmentzahl begründet eine Reduction des Bauchmarks, welches aus fünf Ganglienpaaren sich zusammensetzt, die wie bei den Phyllopoden durch doppelte Quercommissuren verbunden sind.

Fig. 92.



Das Nervensystem der *Poecilopoden* besitzt eine ansehnliche Nervenmasse (Fig. 99. *gd gi*), welche den Schlund ringförmig umgibt und unten noch einmal durch drei quere Stränge verbunden ist. Ein von dem untern Ringtheile abgehender stärkerer Doppelstrang begibt sich zur Basis des Schwanz-

Fig. 92. *A* Nervensystem einer Krabbe (*Carcinus maenos*). *gs* Gehirnganglien. *o* Augen-, *a* Antennenerv. *c* Schlundcommissur. *i* Querverbindung der Schlundcommissur. *gi* Verschmolzenes Bauchmark. (Nach Milne-Edwards.)

B Nervensystem eines Cirripeden (Coronula diadema), von der Bauchfläche gesehen. *gs, c, gi* wie in *A*. *a* Antennennerven, die sich über Mantel und Schale vertheilen. Zwischen ihnen liegt das mit dem Gehirn verbundene »Augenganglion«. *m* Nerv zum Magen. *s* Eingeweidenerv, der sich mit einem vom vordern Theil des Schlundrings kommenden zweiten Eingeweidenerv *s'* in einem Geflechte *s''* verbindet. Aus den Bauchganglien entspringt vorne der Nerv für den ersten Cirrus, hinten die Nerven (*ne*) für die übrigen Cirri. (Nach Darwin.)

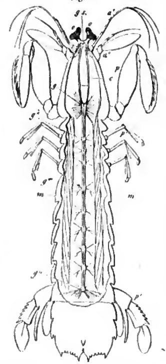
stachels, um hier jederseits mit einem Ganglion zu enden. Dieses erscheint als das Ende des in seinen übrigen Theilen zu obigem Ringe verschmolzenen Bauchmarkes, welches somit eine eigenthümliche und keineswegs mit der übrigen Concentrirung des Bauchmarks zusammenfallende Bildung aufweist. Ich möchte dieses Verhalten vom Bauchmarke der Phyllopoden ableiten, so dass Limulus sich vor jenen vorzüglich dadurch auszeichnet, dass das Bauchmark auf einer grössern Strecke durch Entfaltung von Längscommissuren in zwei Abschnitte getrennt ist. Der hintere wird aus enger verbundenen Ganglien bestehen, während der vorderste nur Verschmelzung je einer Seite zeigt, und seine Ganglienpaare, wie bei Apus, durch ansehnliche Quercommissuren, die genannten drei Stränge des Schlundrings verbunden hat. Der untere Schluss des Schlundrings wird durch den ersten jener Querstränge zu Stande gebracht.

Aehnlich wie bei den Phyllopoden verhält sich auch das Nervensystem der *Arthrostraca*, indem sich bei ihnen anscheinend in geringerem Grade eine Verschmelzung mehrerer Ganglien des Bauchmarks zeigt. Das Gehirn erscheint sehr ansehnlich bei den grossaugigen Amphipoden z. B. bei den Hyperiden (Phronima) und lässt hier besondere Lappen unterscheiden, von denen die Sehnerven hervorgehen. Diese Lappen sind auch bei den Asseln vorhanden. Bei augenlosen Gattungen ist das Gehirn unansehnlich. Das Bauchmark verbindet sich mit dem Gehirn durch eine meist kurze Commissur, und zeigt seine beiden Längscommissuren deutlich geschieden. Die Zahl der Ganglien ist sehr verschieden, sie wird bei den Amphipoden von 10—12, bei den Isopoden von 7—13 angegeben, während die Lämodipoden deren 9 besitzen. Bei ungleicher Entwickelung einzelner Metamerencomplexe zeigt sich die gleiche Erscheinung auch an den Ganglien, die z. B. bei den Amphipoden am vorderen stärkeren Körpertheile ansehnlicher sind als am hinteren schwächeren Abschnitte. Verschmelzungen mehrerer primitiver Ganglien zu einem, scheinen nicht selten zu sein; sie betreffen regelmässig das erste Ganglion, welches immer eine grössere Anzahl von Nerven entsendet, als die folgenden. Auch das letzte, häufig, z. B. bei Isopoden (Oniscus) dem vorletzten genäherte Ganglion des Bauchmarks besteht unzweifelhaft aus einer Mehrzahl von Ganglien, wie man aus der grösseren Anzahl der aus ihm hervorgehenden, nie ein einzelnes, sondern immer eine Summe von Segmenten versorgenden Nerven schliessen darf. Wenn es kleiner ist als die vorhergehenden, so ergibt sich daraus keineswegs, dass eine solche Verbindung nicht angenommen werden dürfe, sondern es ist darin nur dieselbe Rückbildung ausgedrückt, wie sie auch an dem bezüglichen Körpertheile besteht. Eine Bestätigung erhält diese Ansicht durch das Vorkommen getrennter Ganglien an der Stelle jener verschmolzenen.

Bei den *Thorakostraken* treffen wir durch die Entfernung des Mundes vom vorderen die Augen wie die Antennen tragenden Körperende das meist ansehnlich grosse Gehirn durch sehr lange Commissuren (Fig. 92. *A c*. Fig. 93. *c*) mit dem Bauchstrange in Zusammenhang. Vor dem Eintritte in die erste Ganglienmasse des Bauchmarks bieten diese Commissuren meist eine Querverbindung (vergl. die vorhin citirten Figg.) dar. Bei den Stoma-

poden liegt im Cephalothorax eine grosse Ganglienmasse (Fig. 93. g'), von der Nerven für sämmtliche Mundtheile wie für die Raubfüsse ausgehen. Von diesem grösseren Ganglion sind drei folgende (g'') durch einen längern Commissurabschnitt getrennt, sie entsprechen den drei Bauchsegmenten, die nicht in die Cephalothoraxbildung eingegangen sind. Die darauffolgenden (g''') 6 Ganglien nehmen den abdominalen Theil der Bauchkette ein, davon das letzte grösste (g^{IV}) wieder aus mehreren vereinigt sein wird. — Das Nervensystem der Schizopoden scheint nur wenig von dem der langschwänzigen Decapoden abzuweichen. Bei den meisten der letzteren wird die Bauchganglienkette von 12 Ganglien gebildet, von denen 6 auf die Kopfbrust, und 6 kleinere auf das Abdomen treffen. Von den vorderen oder Brustganglien sind bei einigen (Palaemon, Palinurus) mehrere unter einander verschmolzen, und bei den Anomuren (Pagurus) ist nicht blos eine Reduction der Zahl der Brustganglien aufgetreten, sondern es ist auch entsprechend der Verkümmerung des Hinterleibes der abdominale Abschnitt der Kette nur durch ein Ganglion repräsentirt. Dadurch wird der Uebergang zu dem Verhalten der kurzschwänzigen Decapoden gegeben, bei denen die gesammte Bauchganglienkette durch ein einziges häufig noch Trennungsspuren besitzendes Ganglion (Fig. 92. *A.* *gi*) vorgestellt wird. Indem bei all' diesen Reductionen des Bauchmarks die stattfindende Concentrirung nach vorne zu Platz greift, besitzen die für die Schwanzsegmente bestimmten Nerven einen längern Verlauf und bilden meist ein starkes, medianes Stämmchen, welches nach seinem Austritte vom Bauchganglion paarige Aeste absendend, bis zum Körperende verläuft. —

Fig. 93.



Von den Ganglien des Gehirns gehen bei allen Crustaceen die Sehnerven und die Nerven für die Antennen ab. Die Nerven für die Mundorgane

Fig. 93. Nervensystem von *Squilla*. *o* Augen. *a'* Erstes, *a''* zweites Antennenpaar *p* Raubfüsse, mit einschlagbaren Endgliedern versehen. *p'* Ruderfüsse, das letzte Paar der fussartigen Anhänge geht in Schwanzflossenbildung ein. *m* Muskeln. *gs* Oberes Schlundganglion. *c* Commissurstränge. *g'* Thoracalganglien. *g'' g'''* g^{IV} Bauchganglien.

entspringen bei geringerer Anzahl von Gliedmaassen aus dem ersten Bauchganglion, bei grösserer Anzahl von mehreren der Kette, oder von einem grösseren Gangliencomplexe.

Bezüglich des Eingeweidenervensystems sind für die Entomostraken noch keine sicheren Thatsachen bekannt mit Ausnahme der Cirripedien, bei denen durch DARWIN von der Schlundcommissur wie vom Bauchmark abtretende Nervenstämme (Fig. 92. *B. ss'*) zu den Eingeweiden verfolgt werden. Sie verbinden sich unter einander zu einem Geflechte (*s''*). Auch ein unpaares zum Magen verlaufendes Fädchen (*m*) aus dem Bauchmarke ist beobachtet. Von diesen Nerven trifft sich nur das aus der Schlundcommissur stammende Paar in verbreiteterer Weise. Bei den Phyllopoden (Apus) entspringt von ganglienären Anschwellungen der langen Commissur ein auf den Oesophagus tretender, und dort mit dem der andern Seite zu einem unpaaren Stamme verschmelzender Nerv, der schon an seinen paarigen Abschnitten zu den Schlundwänden Aeste absendet. Damit ergeben sich die Thoracostraca in wesentlicher Uebereinstimmung, bei denen die beiden aus den Schlundcommissuren hervorgehenden Fäden sich mit einem unpaaren aus dem Gehirne hervorkommenden Faden verbinden, der ganglienartige Anschwellungen besitzt und an Magen und Leber sich verzweigt. Während diese Nerven nicht über den Magen hinaus sich ausdehnen, erhält der Darm (bei Astacus) seinen eigenen Nerv von dem letzten Ganglion des Bauchmarks.

Andeutungen der von dem Schlundringe hervorgehenden Eingeweidenerven sind bei andern Crustaceen nur wenig beobachtet, so z. B. bei den Isopoden. Da jedoch bei diesen ein mit dem Bauchmarke verlaufendes medianes Nervenstämmchen vorkommt, welches stellenweise mit dem letzteren verbunden an Eingeweide Aeste absendet, so scheint hiermit eine neue Einrichtung aufzutreten, die unter den Arthropoden erst bei den Insecten eine allgemeine Verbreitung gewinnt.

Für das genauere Verständniss des Nervensystems der Crustaceen bedürfte es vor Allem einer sicheren Ermittelung der Beziehungen der Ganglien zu den einzelnen Körpersegmenten; nur dann wäre die Reduction in Zahl und Umfang aus einem Verschwinden oder aus Verschmelzungen einzelner Ganglien mit Bestimmtheit abzuleiten.

Da die geringere Ganglienzahl keineswegs den niedersten Zustand repräsentirt, so sind die niedersten Zustände des Nervensystems weniger bei den Copepoden als bei den *Phyllopoden* zu suchen, denen auch die Daphniden nach KLUNZINGER (Z. Z. XIV. S. 171) sich anreihen. Die Gleichartigkeit der Ganglien, ihre ganz allmähliche Abnahme gegen das Körperende, endlich die entwickelten Quercommissuren, dies alles erinnert an die bei Anneliden bestehenden Verhältnisse.

Die Zahl der Ganglien bei Apus ist die beträchtlichste unter allen Crustaceen. Auf zwei Ganglien des Thorax folgen eilf für das Abdomen und circa 49 für das Postabdomen, die jedoch grössentheils nur durch die von ihnen abtretenden Nerven unterscheidbar sind. Die der Gliedmaassen entbehrenden letzten Leibessegmente bergen keinen Theil der Bauchkette mehr. Sie erhalten Nerven von den zwei den Darmcanal begleitenden Strängen (vergl. oben), die im letzten Segmente mit einer ganglienartigen Anschwellung endigen. Bei Artemia besteht das Bauchmark aus 13 Ganglienpaaren. Wahrscheinlich ebenso viel besitzt auch Branchipus. Das erste Ganglion, welches sich mit dem Schlund-

ring verbindet, wird wohl schon bei den Phyllopoden aus mehreren verschmolzen betrachtet werden dürfen. Eine mit der Reduction der Leibessegmente zusammenfallende Rückbildung des Bauchmarkes zeigt Argulus, wo nur 6 einander dicht genäherte Ganglien bestehen (vergl. hierüber Leydig). Bei der Kürze der Schlundcommissuren und dem Mangel von Längscommissuren lagert dieses Bauchmark in dem vorderen Körperabschnitt. Diese Erscheinung findet sich überall, wo der vordere Körpertheil ein Uebergewicht über den hinteren erhält. So auch am Nervensystem der *Isopoden*, wo nur bei Ligidia noch einige Ganglien im sogenannten Abdomen liegen. Die vorderen sieben grösseren Paare bilden den constanten Theil des Bauchmarks. Die darauf folgenden kleineren sind bei den Schachtasseln (Idothea) durch Längscommissuren gesondert, bei anderen fügen sie sich näher zusammen (bei Cymothoa, wo es deren 6 gibt), und können endlich auch verschmelzen.

Den *Lamodipoden* kommen 8 Ganglienpaare im Bauchmark zu, davon bei den Caprellen das erste durch Grösse sich auszeichnet, aber von dem dritten im zweiten Ringe liegenden übertroffen wird. Die den folgenden fusslosen Segmenten angehörigen Ganglien sind kleiner. (Vgl. über Caprella Frey und Leuckart (op. c.), über Cyamus Roussel de Vauzème, Ann. sc. nat. I. I.)

Bei den Amphipoden verhält sich das Bauchmark ziemlich gleichartig bei Talitrus (Milne-Edwards) und anderen Gammarinen, indess es bei den Hyperiden in zwei Abschnitte getheilt wird. Dem vorderen gehören 6 grössere, dem hinteren 4 kleinere Ganglien an, davon die beiden letzteren bis zur Verschmelzung einander genähert sind. (Vergl. Straus-Dürkheim, Mém. du Mus. T. 18; ferner Claus Z. Z. XII. S. 194).

Die Querverbindungen der Schlundcommissuren bei *Stomapoden* und den *Decapoden* bilden eine Eigenthümlichkeit dieser Abtheilungen, die sie mit Apus unter den Phyllopoden gemein haben. Erwägt man, dass bei letzteren an derselben Stelle der Schlundcommissur, wo jene (hier zweifache) Querverbindung besteht, eine ganglionäre Anschwellung gegeben ist, so wird man für die Vorstellung Grund gewinnen, dass hier das erste Ganglion der Bauchkette vorkomme, dass also das gewöhnlich als erstes Ganglion beschriebene das zweite sei. Mit dem völligen Verschwinden der ganglionären Anschwellung besteht dann nur noch die Commissur fort. Noch deutlicher tritt diese Beziehung hervor durch die Berücksichtigung des Bauchmarks von *Limulus*. Wenn man als Schlundring etwa nur die den Schlund direct umschliessenden Theile betrachtet, so wird man die nach der Auffassung Van der Hoeven's innerhalb des Schlundringes liegenden Quercommissuren als dem Bauchmarke zugehörig, als Quercommissuren des Bauchmarkes erklären müssen. Durch das Abtreten von Nerven seitlich von diesen Quercommissuren, und zwar von solchen, die sonst nur aus dem Bauchmarke kommen, wird jene Deutung bestärkt. Das Abnehmen der drei Commissuren nach hinten zu entspricht der darauf folgenden gänzlichen Verschmelzung beider Hälften des Bauchmarks.

Bezüglich des Nervensystems der *Decapoden* dürfte zu bemerken sein, dass die für das Bauchmark derselben angegebene grösste Ganglienzahl von 12 Paaren keineswegs als ursprüngliche betrachtet werden darf. Aus der Vergleichung des Bauchmarks der Phyllosomen geht vielmehr hervor, dass eine grössere Anzahl vorhanden ist. Mögen die Phyllosomen, wie Gerstäcker zuerst vermuthete und Coste durch Zucht von jungen Phyllosomen aus Eiern von Palinurus behauptete, in den Entwickelungskreis des letzteren gehören, oder mögen sie selbständige Repräsentanten der Form sein, welche nur bei Palinurus durchlaufen wird, so ist soviel sicher, dass ihr Bauchmark durch die unterscheidbare Ganglienzahl von 18 Paaren sowohl von dem der Languste als jenem der übrigen langschwänzigen Decapoden sich auszeichnet. Da nun sowohl die Gliederung des Leibes als auch dessen Anhänge auf die der übrigen Decapoden zurückgeführt werden können, so wäre es aller Erfahrung zuwider, bei Phyllosomen und den übrigen

Decapoden Verschiedenheit der Grundzahl der Ganglien annehmen zu wollen, es scheint vielmehr naturgemässer, in dem jedenfalls einen niederen Entwickelungszustand repräsentirenden Zustande der Phyllosomen die Verhältnisse der Ganglien des Bauchmarkes minder alterirt zu erachten, als bei den höheren entwickelten Formen. Es ergibt sich daraus, auch bei diesen einzelne Ganglien aus mehreren bestehen. Mit Beziehung auf Phyllosomen möchte dies besonders für das erste Bauchganglien gelten, an dessen Stelle sieben sowohl der Länge als der Quere nach vorhandene Ganglienmassen zu beobachten sind. Diese Masse als Ein Ganglion betrachtet, würden noch bei Phyllosomen 12 Ganglienpaare bestehen. (Ueber das Nervensystem von Phyllosoma vergl. meine Mittheilung im A. A. Ph. 1858. S. 43).

Für das Eingeweidenervensystem ist als eine bis jetzt noch nicht vergleichbare Einrichtung das Vorkommen eines Ganglions auf dem Herzen von Limulus anzuführen. (Van der Hoeven S. 23). Dagegen dürften vielleicht die beiden das Ende des Darmes von Apus begleitenden Nervenstämmchen dem von Krohn für Astacus beschriebenen Darmnerven (Isis 1834) verglichen werden, obschon der Verlauf ein anderer ist.

§ 120.

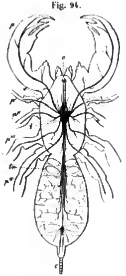
Mehr noch als es bei den Crustaceen der Fall war, treffen sich bei den *Arachniden* Reductionen und Verschmelzungen des Nervensystems, indem bei keiner Abtheilung derselben ein gleichartiges Verhalten einer grössern Anzahl von Bauchganglien vorkommt. Die Arachniden haben sich somit von der Urform der Gliederthiere weiter entfernt als die meisten Crustaceen. Für alle charakteristisch ist die enge Verbindung der Gehirnganglien mit dem Bauchmarke durch ausnehmend kurze Commissuren. Diese Annäherung der beiden Abschnitte des Nervensystems bedingt zuweilen eine Form in der das gesammte Nervensystem wie durch eine einzige Ganglienmasse gebildet scheint. Eine Scheidung in jene zwei Abschnitte wird nur durch die kleine dem Oesophagus zum Durchlass dienende Oeffnung angedeutet.

Am reichsten ist die Gliederung des Nervensystems der *Scorpione*. Es zerfällt — jenem der langschwänzigen Krebse ähnlich — durch lange Commissurstränge in einzelne Abschnitte. Das wenig entwickelte Kopfganglion sendet zwei kurze Commissuren zur Bauchkette, die aus 8 Ganglien besteht. Das erste davon ist durch seine Grösse ausgezeichnet und erscheint homolog dem einzigen grossen Ganglion im Cephalothorax der eigentlichen Spinnen. Es gibt, wie dort, den Fussnerven den Ursprung und muss somit ebenfalls als aus mehreren verschmolzen gedacht werden. Die drei nachfolgenden Ganglien sind noch in Cephalothorax gelagert, und die vier letzten, weit auseinander gerückten, treffen für die Segmente des Schwanzes. Vom letztern treten zwei lange Nerven ab, die in den hintersten Schwanzsegmenten bis in den Stachel sich verbreiten.

Bei den Galeoden und Phryniden wie bei den Araneen ist das Gehirn mit einem einzigen grossen Bauchganglion in enger Verbindung. Das letztere (Fig. 94. i) besitzt, besonders bei den Spinnen, eine strahlige Gestalt, und entsendet die Nerven der ventralen Gliedmaassen. Ausserdem noch zwei ins Abdomen verlaufende Nervenstämme, die bei den Galeoden sich nach den Segmenten des Abdomens verzweigen. Mit dem Nervensystem der Araneen stimmt auch jenes der Opilioniden überein.

Bei allen diesen Abtheilungen gibt das meist deutlich paarige, und bei den Galeoden (Fig. 94. *s*) besonders ansehnliche Gehirnganglion die Nerven für die Augen ab, und dicht neben den Sehnerven entspringen bei den Spinnen die Nerven der Klauenfühler, deren Bedeutung als metamorphosirte Antennen damit hervortritt.

Fig. 94.



Eine vollkommene Concentration aller Centraltheile des Nervensystems zeichnet die Acarinen aus, bei denen die Gehirnganglien meist nur wenig entwickelt sind, und sogar nur durch eine Commissur vertreten sein können. Letzteres ist bei den Pentastomen der Fall. Das ansehnliche, einen einzigen Knoten bildende Bauchmark, zeigt noch manchmal Spuren einer Gliederung in der Vertheilung der Ganglienzellen und faserigen Elemente und schickt ringsum Nerven ab. Von diesen sind bei den Pentastomen zwei von bedeutender Stärke und ziehen den Seiten des gestreckten Körpers entlang.

Weniger auf Verschmelzungen als auf einer Verminderung der Ganglienzahl in Folge einer Reduction der Körpersegmente beruht das einfache Verhalten des Nervensystemes der *Pycnogoniden*. Das Gehirn verbindet sich durch kurze aber deutliche Commissuren mit dem aus vier Ganglienpaaren gebildeten Bauchmarke, an dem die Commissuren bald von beträchtlicher Länge, bald so kurz sind, dass die vier Ganglien unmittelbar aneinanderrücken und eine einzige Masse darzustellen scheinen. Hieran lassen sich die *Tardigraden* anreihen, deren Bauchmark gleichfalls aus vier an einander gerückten Ganglien gebildet wird. Das vorderste steht durch lange Commissuren mit zwei über dem Schlunde durch ein Querband verbundenen Ganglien in Zusammenhang, die als Gehirnganglien gedeutet werden müssen.

Ein Eingeweidenervensystem der Arachniden ist nur theilweise nachgewiesen. Bei den Scorpionen ist es durch einige vom Gehirn ausgehende Fädchen repräsentirt, die auf dem Oesophagus ein Ganglion bilden. Eben solche sind auch bei Araneen beobachtet, womit auch die bei *Acarinen* (z. B. bei Pentastomum) aus dem centralisirten Gangliencomplex zum Anfange des Verdauungsapparates tretenden Nervenstämmchen zusammengestellt werden können. Uebrigens erhalten auch die hinteren Theile des Tractus intestinalis, sowie die Geschlechtsorgane besondere geflechtartige Nervenverzweigungen. Diese gehen bei den Spinnen und Opilioniden vom Hinterrande des Bauch-

Fig. 94. Nervensystem von *Thelyphonus caudatus*. *s* Gehirnganglion. *i* Bauchganglion. *O* Augen. *p* Palpen. *p'*—*p^iv* Fusse. *tr* Lungen. *c* Schwanzartiger Korperanhang. (Nach Blanchard.)

ganglions aus und sind bei den Opilioniden mit zahlreichen Ganglien ausgestattet.

Ueber das Nervensystem der Arachniden sind ausser den eingangs citirten Schriften von Wichtigkeit: G. R. Treviranus in Tiedemann u. Trevir. Zeitschr. IV. S. 89; Newport (Nervensystem der Scorpione), Philos. Transact. 1843. S. 243; über Galeodes, Blanchard, Ann. sc. nat. III. VIII. S. 227; ferner Leydig über das Nervensystem von Phalangium A. A. Ph. 1862. — Die bei den Pycnogoniden vorhandenen verschiedenen Concentrationszustände des Bauchmarks vertheilen sich derart, dass Nymphon die gestreckteste Ganglienkette besitzt, woran sich Pycnogonum mit noch deutlich getrennten Ganglien anschliesst (Zenker l. c.), indess Ammothea und Pozichilus jene Ganglien vereinigt aufweisen (Quatrefages l. c.) Ueber Pentastomum vergl. Leuckart. Das Nervensystem der Tardigraden ist durch Greeff am vollständigsten bekannt geworden. (Vergl. Arch. f. microscop. Anat. I. S. 101. und II. S. 127).

§ 121.

Einfachere Verhältnisse des Nervensystems bieten die *Myriapoden*, indem diese bei einer der reichen Gliederung des Leibes entsprechenden überaus grossen Ganglienzahl, eine fast vollkommene Gleichartigkeit der Ganglien der Bauchkette aufweisen. Darin liegen Aehnlichkeiten mit dem Nervensystem von Ringelwürmern, die aber nicht etwa auf nähere Verwandtschaft, sondern nur auf die auch andern Arthropoden zukommende Uebereinstimmung des allgemeinen Körperverhaltens gegründet sind. Das deutlich paarige Gehirnganglion lässt, Augen- und Fühlernerven absendend, für den Ursprung der ersteren einen gesonderten Abschnitt unterscheiden, und hängt bezüglich seines Volums von der Entwickelung der Sehorgane ab. Die durch doppelte Commissurstränge verbundenen Ganglien sind je nach dem Ausbildungsgrade der Bewegungsorgane mehr oder minder voluminös — am entwickeltsten bei den *Scolopendern* — und da, wo zwei Fusspaare dicht auf einander folgen (z. B. *Polydesmus*), gleichfalls paarweise hinter einander gereiht. Mit einer noch dichteren Aufeinanderfolge der Fusspaare combinirt sich jene Bildung des Bauchmarks, bei der die enggereihten Ganglien sich nur durch Anschwellungen des continuirlichen Bauchmarks zu erkennen geben (*Juliden*).

Das vorderste Ganglion des Bauchmarks ist in der Regel durch seine Grösse von den übrigen verschieden, zeigt sich auch zuweilen aus mehreren dicht auf einander folgenden zusammengesetzt. Es versorgt die vordersten als Mundtheile fungirenden Gliedmaassen. Auch an den letzten Ganglien kommt bei sonst deutlicher Trennung eine in Verschmelzung übergehende Annäherung zu Stande.

Die Eingeweide erhalten Nerven, theils von einem besondern mit dem Gehirn in Verbindung stehenden Ganglienapparate, theils vom Bauchmarke selbst. Der erstere setzt sich aus einem paarigen und einem unpaaren Abschnitte zusammen. Zwei von der Vorderfläche des Gehirns entspringende Nerven vereinigen sich an einem dem Schlund aufliegenden Ganglion, von dem ein unpaarer medianer Nerv längs des Schlundes nach hinten verläuft.

Er bildet gleichfalls mehrere Ganglien, deren Nerven mit dem paarigen Abschnitte dieses Systems zusammenhängen. Dieser entspringt mit 1—2 Fädchen jederseits an dem Hinterrande des Gehirns und besitzt auch eine Reihe von Ganglien, die seitlich vom Oesophagus lagern und von da aus auf den Darmcanal Nerven absenden.

Die Zahl der im Bauchmarke der Myriapoden vereinigten Ganglien ist nach den Gattungen und Arten sehr verschieden. Bei Lithobius findet man 16, bei Scolopendra 22, in Geophilus sogar bis 140 Ganglien. Die Zahl der bei der ersten Anlage des Nervensystems auftretenden Ganglien ist jedoch eine viel geringere, und es findet später noch mit der Vermehrung der Leibessegmente eine Vermehrung der Ganglien statt. Das Bauchmark liegt nicht frei in der Leibeshöhle, sondern wird von einer zarten, mit dem Neurilemma verbundenen Membran bedeckt, über welche quergelagerte Muskelfasern hinziehen. Seitlich vom Bauchmarke verläuft ein nur vom Fettkörper umgebener Blutsinus.

Die Vereinigung der Ganglien bei den Juliden ist eine vollständige, indem längs des ganzen Bauchstranges Ganglienzellen eine peripherische Lage bilden, die an den Austrittstellen der Nerven etwas vorspringt. Damit wiederholt sich eine Bildung, die unter den Würmern bei den Lumbricinen vorhanden ist (Leydig). Die peripherischen Nerven treten theils nur von den Ganglien (z. B. bei Geophilus) ab, theils von diesen und von den Längscommissuren (Polydesmus), die meist ganz dicht neben einander verlaufen oder sogar miteinander verschmolzen sind.

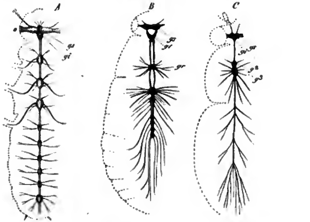
Ueber das Nervensystem der Myriapoden ist anzuführen Newport: Phil. Trans. 1843. S. 243.

§ 122.

Die bei den Crustaceen, zum Theile auch bei Arachniden angetroffenen Zustände einer heteronomen Differenzirung des Nervensystems bieten in nicht minder hohem Grade auch die *Insecten* dar. Die hier bestehende Bildung von Segmentgruppen, welche von jener der vorerwähnten Arthropodenclassen gänzlich abweichen, bedingt andere Einrichtungen des Nervensystems. Die Kopfganglien — das Gehirn — bieten mit Ausnahme der auch in der übrigen Organisation rückgebildeten Insecten, eine beträchtliche Entfaltung dar, so dass dieser Theil von den Ganglien der Bauchganglienkette nur selten übertroffen wird. Durch gegenseitige Annäherung oder völlige Vereinigung einzelner Ganglien oder Gangliengruppen entstehen vielfache Modificationen, denen am anderen Ende der Bildungsreihe eine gleichmässige Aufeinanderfolge der Ganglien als der einfache Zustand gegenübersteht. Eine solche, der ursprünglichen homonomen Gliederung des Körpers entsprechende Form erscheint im Anfange des Entwickelungsganges eines jeden Insects, und alle späteren Bildungen des Nervensystems sind aus dieser hervorgegangen. In diesen Larvenstadien ist die Entfernung der einzelnen Ganglien von einander eine gleichmässige. Der Bauchstrang durchzieht in der Regel die ganze Länge des Thieres, so dass sein letztes Ganglion im letzten Körpersegmente gelagert ist. Dies Verhalten entspricht völlig der in diesen Stadien vorhandenen Gleichwerthigkeit der Metameren, die auch in der gleichartigen Beweglichkeit derselben sich ausspricht. Der niedere Zustand des Nervensystems, wie er

bei Würmern, auch noch bei manchen Crustaceen und bei den Myriapoden bleibend getroffen wird, charakterisirt also bei den Insecten eine niedere Entwickelungsperiode. Erst bei dem Uebergange des Insects aus dem Larvenzustande in den vollkommenen treten die erwähnten Aenderungen auf. Die vorwiegende Ausbildung einzelner Metameren, die innige Vereinigung anderer zu einem grösseren einheitlichen Körperabschnitte, die bedeutendere Entfaltung der nur auf wenige Metameren vertheilten Gliedmaassen und die daselbst entstandene mächtigere Muskulatur, endlich noch zahlreiche untergeordnetere Einrichtungen, für welche während des Larvenstadiums

Fig. 95.



kaum eine Anlage bestand: all' diese Verhältnisse müssen in Wechselwirkung gedacht werden mit den Aenderungen, die am Nervensystem während der Verwandlung Platz greifen. Die Verminderung der Ganglienzahl durch Verkürzung der Längscommissuren und die damit auftretende Verschmelzung einzelner Ganglien ruft eine Verkürzung des gesammten Bauchstrangs hervor. Bei der Selbständigkeit, welche der Kopf des Insects den übrigen Segmenten gegenüber behält, bleibt auch das erste in den Kopf gebettete Ganglion (unteres Schlundganglion, Ganglion infra-oesophageum der Autoren) des Bauchmarks ausser Betheiligung bei den Verschmelzungsvorgängen der übrigen Ganglien, und nur in selteneren Fällen — bei durch Parasitismus verkümmerten Insecten — findet eine Vereinigung auch dieses Ganglions mit dem übrigen Bauchmarke statt. Es erscheint somit als Ausnahme, was bei den Krustenthieren und Spinnen Regel war.

Fig. 95. Nervensystem von Insecten. *A* von *Termes* (nach Lespès). *B* eines Käfers (*Dytiscus*). *C* einer Fliege (nach Blanchard). *gs* Oberes Schlundganglion (Gehirnganglion). *gi* Unteres Schlundganglion. *gr* g^2 g^3 Verschmolzene Ganglien des Bauchmarks. *o* Augen.

Das Gehirnganglion (Fig. 95. *A B C gs*) zeigt fast immer deutliche Scheidung auf zwei Hälften, deren jede wieder aus einzelnen kleineren Ganglienmassen sich zusammensetzt. Von diesem Theile entspringen zwei Nerven für die Antennen sowie die Augennerven. Die Ganglien des Bauchmarks sind auch bei den Insecten ursprünglich paarig. Jedes Paar geht jedoch meist eine innige Verbindung ein. Dagegen erhalten sich die Längscommissuren doppelt, auch da wo sie dicht aneinander gelagert sind.

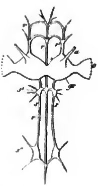
Das erste Ganglion des Bauchmarks entsendet Fäden für die mannichfaltigen Mundorgane. Die darauf folgenden drei im sogenannten Thorax liegenden Ganglien geben vorzugsweise die Nerven für die Gliedmaassen — Füsse und Flügel — ab, und ergeben sich demgemäss von bedeutenderer Grösse. Dagegen sind die folgenden Ganglien in der Regel unansehnlich, und nur das letzte macht eine Ausnahme, indem es entsprechend seiner Beziehung zu dem Geschlechtsapparate (vorzüglich den Organen der Begattung) grösseren Umfangs ist.

Bezüglich der einzelnen Ordnungen ist hervorzuheben, dass die *Orthopteren* die geringsten Veränderungen darbieten. Ihr Bauchmark durchzieht die Länge des Körpers, und ausser den drei Thoracalganglien sind noch 5—7 Abdominalganglien vorhanden. Aehnlich verhalten sich auch die *Pseudo-Neuroptera*, denen sogar 6—9 Abdominalganglien zukommen. (Vergl. Fig. 95. *A* von Termes.) Grosse Verschiedenheit bieten die *Coleopteren* dar. Bei den einen findet sich das Bauchmark bis zum Ende des Abdomens erstreckt, zuweilen mit 8 einzelnen Ganglien (z. B. bei Cerambyciden, Carabiden u. a.), bei anderen dagegen sind nicht blos die 3 Ganglien des Brustabschnittes durch zwei dargestellt, indem das zweite und dritte verschmolzen, sondern es sind auch die abdominalen Ganglien zu einer Masse verbunden, die dem vorhergehenden Ganglion unmittelbar folgt. Dies trifft sich z. B. bei Curculioniden und Lamellicorniern. Zwischen diesen die Extreme repräsentirenden Zuständen finden sich bei anderen Familien vielerlei Verbindungsglieder vor. Bei den *Hymenopteren* treffen wir meist eine Reduction der Thoracalganglien auf zwei, wogegen der abdominale Theil des Bauchstranges häufig fünf oder sechs getrennte Ganglien aufweist. Diese reduciren sich jedoch bei vielen auf 4—3, ja sogar bis auf eines. Der abdominale Theil des Bauchmarks rückt bei den Hemipteren in den Thorax und wird hier nur durch eine Ganglienmasse dargestellt, die mit den gleichfalls einfachen Thoracalganglien bald durch eine kürzere, bald durch eine längere Commissur verbunden ist. Die für das Abdomen bestimmten Nerven müssen demnach einen längeren Verlauf nehmen und sind häufig Verzweigungen zweier vom letzten Ganglion entspringender Längsstämme. Eine ähnliche Verschiedenheit der Ganglienzahl des Bauchmarks wie bei den Käfern und Hymenopteren herrscht bei den *Dipteren*, wo die Abdominalganglien bis auf 6 sich erheben, aber auch bis auf eines reducirt sein können. Daran schliesst sich die völlige Verschmelzung des Bauchmarks in einen einzigen länglichen Knoten bei den schmarotzenden Pupiparen. Aehnliches bietet sich bei den *Strepsipteren* dar. Was die *Lepidopteren* betrifft, so besteht hier grössere Einförmigkeit, indem sowohl bei den Larven eine constante Ganglienzahl sich

trifft, wie auch bei der Umwandlung in den Schmetterling der gleiche Modus der Verschmelzung im Wesentlichen überall zu herrschen scheint. Während des Puppenzustandes findet eine Verbindung des zweiten und dritten, sowie des vierten und fünften Ganglions statt, wobei sich auch das sechste den letzteren anfügt.

Das **Eingeweidenervensystem** der Insecten schliesst sich enge an jenes der Myriapoden, und zerfällt wie dort in mehrere Abschnitte. Der eine bildet das sogenannte paarige System, welches aus zwei vom Gehirnganglion auch hinten zur Seite des Oesophagus verlaufenden Stämmchen besteht, durch die jederseits eine einfache Kette von Ganglien (Fig. 96. *s' s''*) gebildet wird. Die Zahl dieser Ganglien wechselt und es ist wegen ihrer plexusartigen Verbindung mit dem unpaarigen Systeme oft schwer zu entscheiden, welche davon dem einen oder dem andern Systeme angehören. Das unpaarige System (Fig. 96. *r r'*) hat seinen Ursprung in einem vor dem Kopfganglion (Gehirn) liegenden Ganglion, welches mit letzterem in ein- oder mehrfacher Verbindung steht. Von erwähntem Ganglion aus verläuft ein stärkerer Nerv (*r*) rückwärts über den Oesophagus bis zum Magen herab und bildet mit den Zweigen des paarigen Abschnittes ein Geflechte, aus dem die benachbarten Theile, vorzüglich jene des Verdauungsapparates, versorgt werden. In manchen Insecten bildet jener Nerv (N. recurrens) ein einziges Ganglion (bei Käfern und Orthopteren), bei anderen deren mehrere (bei Schmetterlingen).

Fig. 96.



Mit diesen Geflechten steht noch ein anderes System von Nervenstämmchen in Verbindung, welches vorzüglich für die grösseren Tracheenäste und die Muskulatur der Stigmen bestimmt ist. Diese Einrichtung kommt durch ein auf der Oberfläche der Bauchkette verlaufendes Nervenfädchen zu Stande, welches sich vor jedem Ganglion gabelförmig in zwei Aeste spaltet (Nervi transversi accessorii). Diese Aeste nehmen von dem oberen Strange der Bauchkette Nervenzweige auf und verlaufen theilweise nach aussen zu den Tracheenstämmen und der Muskulatur der Stigmen, theilweise nach hinten, wo sie dann in der Mitte zusammentreffen, um am nächsten Ganglion wieder in gleicher Weise sich zu verhalten. Wenn so dieses System eine stets sich erneuernde Verbindung mit dem Bauchstrange eingeht indem es von Stelle zu Stelle immer frische Elemente aus ihm aufnimmt, so stellt es doch einen vom Bauchmarke theilweise unabhängigen Abschnitt des Nervensystems dar, und kann durch sein allgemeines Verhalten zum Bauchmarke, sowie durch

Fig. 96. Oberes Schlundganglion, nebst Eingeweidenervensystem eines *Schmetterlings* (Bombyx Mori). *gs* Oberes Schlundganglion (Gehirn). *a* Fühlernerv. *o* Sehnerv. *r* Unpaarer Stamm des Eingeweidenervensystems. *r'* Dessen Wurzeln aus dem oberen Schlundganglion. *s* Paariger Nerv mit seinen Ganglienanschwellungen *s' s''*. (Nach Brandt.)

seine Endausbreitung functionell dem Sympathicus der Wirbelthiere ähnlich erkannt werden. Im Einzelnen, besonders in den Beziehungen zu Ganglien ergeben sich mannichfaltige Modificationen, und sowohl im Baue der Ganglien, wie im Verhalten der faserigen Elemente bietet dieses sympathische Nervensystem charakteristische Eigenthümlichkeiten dar.

Der bei den Ringelwürmern mit dem centralen Nervensystem in Verbindung stehende Muskelapparat (vergl. S. 200) besteht auch bei den Arthropoden, wo er zunächst bei den Myriapoden und Insecten durch Leydig (A. A. Ph. 1862. S. 565) näher bekannt wurde. Die Muskeln entspringen von der Körperwand selbst, und bilden entweder ein feines seitlich an das Neurilemm sich inserirendes Maschennetz (z. B. Tipula) oder eine aus Quersträngen gewobene, das Bauchmark überspannende Membran, wie sie bereits oben für die Myriapoden erwähnt wurde. Diese Membran geht entweder frei über das Bauchmark hinweg (Hymenopteren), oder sie bildet einzelne Verbindungen mit dem Neurilemm der Längscommissuren (Orthopteren). Am vollständigsten ist die ganze Einrichtung bei den Schmetterlingen entwickelt, bei denen das Neurilemm in Mitte zwischen den Längssträngen der Bauchganglienkette sich in einen letzterem aufliegenden und zuweilen in die ganze Länge sich erstreckenden Strang fortsetzt, der von Treviranus und Newport für einen Längsgefässstamm gehalten wurde. Dieser Strang ist solide, besteht aus der den Arthropoden eigenthümlichen Bindesubstanz, und lässt an seiner Oberfläche die von der Seite herkommenden Muskeln sich inseriren. Auch das Gehirnganglion weist (speciell bei Käfern beobachtet) Verbindungen mit Muskelzügen auf. Die ganze Einrichtung bezieht sich offenbar auf die durch verschiedene Füllungszustände und die Bewegungen der Gliedstücke dieser Thiere bedingten Lageveränderungen der in ein einziges Cavum eingebetteten Organe, so dass man hierin einen Apparat erkennen muss, der das centrale Nervensystem den störend wirkenden Aeusserungen der Beweglichkeit und Volumsänderung der inneren Organe anpasst. Was bei den Insecten durch diesen Muskelapparat geleistet wird, das wird bei den mit einem stärkeren Hautpanzer versehenen Crustenthieren durch die oben angeführten Vorsprünge des Hautskelets besorgt, welche einem bald grösseren, bald kleineren Theil des Bauchmarks eine schützende Decke darbieten. — Unter den Arachniden ist eine solche Einrichtung nicht nachweisbar, dagegen besteht etwas physiologisch Aehnliches bei Phalangium (Leydig, A. A. Ph. 1862. S. 196), indem hier unter dem in Eine Masse verschmolzenen Bauchmarke eine H-förmig gestaltete Platte liegt, an deren Ränder gleichfalls Muskeln sich inseriren.

Die Volumsentwickelung des Gehirns der Insecten steht zwar im Allgemeinen in geradem Verhältniss zu der Entwickelung der davon entspringenden Sinnesnerven, besonders jener der Augen, so dass es bei den grossäugigen Libellen, bei den meisten Dipteren, dann auch bei den Schmetterlingen und vielen Hymenopteren relativ sehr bedeutend entwickelt ist, doch trifft diese Vergrösserung meist auch andere Abschnitte. Auch bei minder entwickelten Sehorganen ergibt sich das Gehirn zuweilen von ansehnlichem Volum. Das Gehirn einer Biene ist relativ dreimal grösser als jenes des Maikäfers, und noch günstiger stellt sich das Verhältniss für die Ameise heraus. Es finden sich auch manche andere Eigenthümlichkeiten, welche den directen Beziehungen zu Sinnesorganen völlig ferne stehen. Das Gehirn mancher Hymenopteren (die Bienen, Wespen, Ameisen) bildet an einem Theile seiner Oberfläche eigenthümliche, gewundene Wülste, die in Zahl und Anordnung sehr verschieden sind. Inwiefern diese »Windungen« mit sensoriellen Functionen in Verbindung stehen, scheint mir vorläufig nicht bestimmbar. (Vergl. Dujardin, Ann. sc. nat. III.

xiv. S. 195). Zur Aufstellung dieser physiologischen Beziehungen mag wohl am sichersten der experimentale Weg führen, wie ihn E. Faivre durch Versuche am Nervensystem von Dytiscus beschritten hat. Faivre suchte nachzuweisen, dass das obere Schlundganglion oder Gehirn der Sitz der Willenserregung und der Bestimmung der Bewegungen ist, während das untere Schlundganglion vorzüglich der Sitz der coordinirenden Thätigkeiten sei. (Ann. sc. nat. IV. viii. S. 245). Auch andere Beziehungen, so z. B. die der tieferen Theile des Gehirns zu den Kau- und Schlingbewegungen wurden aufgestellt (Ann. sc. nat. IV. ix. S. 23). Mag hierin auch für eine vergleichende Physiologie der Arthropoden ein Anfang gegeben sein, so werden durch diese Ergebnisse die Thesen und Aufgaben der vergleichenden Anatomie nicht berührt, und man hat sich um so mehr zu hüten, die functionellen Beziehungen eines Organs bei der morphologischen Beurtheilungen den Ausschlag geben zu lassen, je grösser die auf die Analyse jener Functionen sich stützende Uebereinstimmung ist. Das untere Schlundganglion des ersten Bauchganglion, welches Faivre nach dem Vorgange Anderer, wie Newport functionell einem kleinen Gehirn vergleicht, ist morphologisch ebenso wenig dem kleinen Gehirn der Wirbelthiere vergleichbar, als die Kieme eines Fisches der Lunge eines Säugethiers!

Der Austritt der Nerven aus dem Bauchstrange erfolgt theils an den Ganglien, theils längs der Commissuren derselben. Die von den Ganglien austretenden, meist mehrfachen Nervenstämmchen verlassen dieselben in verschiedener Höhe.

Hinsichtlich der bei einzelnen Ordnungen und Familien der Insecten herrschenden Eigenthümlichkeiten des Nervensystems sind die zahlreichen Monographien zu Rathe zu ziehen. Von vielen Eigenthümlichkeiten erwähne ich, dass in der Abtheilung der Thysanuren sehr wechselnde Zahlenverhältnisse bestehen. Lepisma hat 12, Smynthurus nur 3 Bauchganglien. Bei den anderen Pseudo-Neuropteren, deren Bauchstrang sich in der Länge des Körpers erhält, und wie bei den Libellen durch kleine Abdominalganglien sich auszeichnet, sind Verschmelzungen meist nur an den Brustganglien oder an den letzten Abdominalganglien vorhanden. Acht Abdominalganglien, die drei letzten sehr genähert bei Sialis, sechs, mit Annäherung der beiden letzten bei Osmylus; ebenso viel bei Termes. (Vergl. über letztere Lespès, Ann. sc. nat. IV. v., über Sialis Leon Dufour III. ix., denselben Autor über Osmylus III. 9, ferner Löw von Raphidia, Sialis und Panorpa in Entomolog. Zeitschr. 1848.

Bei Orthopteren erhalten sich die Bauchganglien gleichfalls wenig verändert. Nur wenig verschieden von einander sind die 10 Bauchganglien von Forficula; 9 Ganglien besitzt Achete und Mantis. Ueber Blatta, Locusta und Gryllotalpa vergl. Cuvier (Leçons; III.). Die Verschiedenheit in der Ganglienkette bei den Coleopteren besteht bereits bei den Larven vieler Käfer, so dass die zusammengezogenen Formen des Bauchmarks nicht immer mit der Verwandlung des Insects entstehen, sondern bereits früher, vielleicht schon aus der Anlage des Nervensystems hervorgehen. Man hätte, wenn letzteres nachgewiesen werden sollte, die im entwickelten Insecte vorhandenen Verschmelzungen der Bauchganglien von zwei verschiedenen Gesichtspuncten aus zu beurtheilen. Einmal können sie ererbte Zustände sein, indem die Ganglien durch die unterbleibende Entwickelung von Längscommissuren sich nicht von einander entfernen, und in dem zweiten Falle stellen sie erworbene Bildungen vor, indem aus der durch entwickelte Längscommissuren gestreckten Bauchmarkform der Larve eine concentrirtere Form hervorgeht. (Ueber das Nervensystem der Käfer vergl. Blanchard, Ann. sc. nat. III. v). Die concentrirteste Form besteht bei Rüsselkäfern, wo das ganze Bauchmark schon bei der Larve (z. B. bei Calandra) aus 11 fast ganz gleichartigen dicht aneinander geschlossenen Ganglien im ersten Leibesringe lagert.

Sinnesorgane.

Tastorgane.

§ 123.

Die **Sinnesorgane** der Arthropoden schliessen sich grösstentheils an jene der Würmer an. Nur wenige lassen keine solche Verbindung erkennen und sind als erst innerhalb dieser Abtheilung zu Stande gekommene Einrichtungen anzusehen. Die panzerartige Körperdecke der meisten Arthropoden macht durch ihre eigenthümliche Structur und Textur ein Heraustreten empfindender Nerven an die Körperoberfläche unmöglich und ruft zur Vermittelung der Tastempfindung besondere Apparate hervor. Zwar bestehen bei allen Arthropoden Körperanhänge, die wir, mit ihnen die Vorstellung eines Tastorgans verknüpfend, als **Fühler** oder **Antennen** bezeichnen. Diese sind jedoch keineswegs ausschliesslich hierzu in Verwendung, oder wenn dies der Fall ist, so kommen ihnen eigenthümliche Structurvorrichtungen zu, die als die eigentlichen **Tastorgane** betrachtet werden dürfen, so dass die Antennen dann nur deren Träger sind. In dem ausschliesslichen Vorkommen der Antennen am Kopf des Thieres ist einer jener Factoren zu erkennen, die die Grenze zwischen Arthropoden und Ringelwürmern bestimmen hilft. Während wir bei den letzteren zugleich eine grössere, oft sogar sehr schwankende Zahl der Fühler vorfanden, die nicht blos dem Kopf, sondern auch andern Körpersegmenten zukommen, ist mit der Differenzirung des Arthropodenleibes eine Beschränkung der Zahl und des Vorkommens eingetreten. Eine ähnliche Differenzirung ergibt sich hinsichtlich ihrer Function. Sie bieten in dieser Hinsicht merkwürdige Modificationen innerhalb eines ebenso grossen Breitegrades, als dies an den von dem Bauchtheile der Gliederthiere entspringenden Anhängen sichtbar wird. Man darf also an den Ausdruck »Fühler« oder »Antenne« nicht immer den Begriff des Tastorganes knüpfen, wie denn auch die Antennen vieler Krustenthiere und Insecten zu nichts weniger als zum Tasten geeignet sein. Die den Antennen homologen Theile (Kieferfühler) der Spinnen sind geradezu in Mundorgane metamorphosirt. Mannichfaltige andere Theile erscheinen jedoch gleichfalls zum Tasten befähigt und unterstützen entweder die Antennen oder versehen, wenn diese umgebildet, ausschliesslich deren Function.

Bei den *Crustaceen* sind meist zwei Paare gegliederter Fühler vorhanden, die entweder cylindrisch gegen die Spitze sich verjüngende Gebilde vorstellen, oder verästelt sind, und dann häufig sogar als Locomotionsorgane dienen, indess sie bei andern plattenförmig u. s. w. gestaltet sich darstellen. Zuweilen sind noch gegliederte Anhänge als Tastwerkzeuge mit den Mundorganen in Verbindung (*Arachniden* und *Insecten*), die als »Kiefer-Taster« oder »Palpen« bezeichnet werden.

Die *Myriapoden* und *Insecten* besitzen nur Ein Antennenpaar, welches bei den letzteren in unendlich mannichfaltiger Weise modificirt ist.

Während den Antennen als Gliedmaassen des Körpers die Tastfunction als allgemeine Eigenschaft abzusprechen ist, findet sich bei den Arthropoden ein Apparat verbreitet, der mit der Tastempfindung in bestimmtere Beziehung gebracht werden kann, und der, wenn er auch auf die Antennen sich erstreckt, diese zu Tastwerkzeugen stempelt. Es sind das die schon bei Würmern (vergl. oben S. 201) vorhandenen stäbchenförmigen Fortsätze des Integuments, zu denen mit Ganglienanschwellungen versehene Nerven treten. Die Stäbchen (mit andern mikroskopischen Anhängen wie Härchen etc. nicht zu verwechseln) enthalten Nervenendigungen, welche damit nach aussen verlegt sind. In der Abtheilung der Crustaceen sind diese Taststäbchen in grosser Verbreitung erkannt worden, und zwar nicht blos an Antennen, besonders der niedern Crustaceen, sondern ebenso auch an andern Anhangsgebilden des Körpers. Bei Myriapoden und Insecten fehlen diese Taststäbchen gleichfalls nicht und sind bei den letzteren ausser an den Antennen, auch an den Tarsalgliedern der Füsse angetroffen worden. Ausser diesen Taststäbchen finden sich auch an den Antennen von Krustenthieren und Insecten noch besondere den Taststäbchen ähnliche Gebilde vor, die zuweilen eine bedeutende Ausdehnung erlangen. Sie werden auf dieselbe Weise wie die Taststäbchen mit Nerven versorgt. Bei den Crustaceen finden sie sich nur an dem inneren (vordern) Antennenpaare. Bei den Insecten sind sie weit kürzer und von konischer Gestalt. Die Localitäten ihres Vorkommens, sowie der Umstand, dass sie von längeren indifferenten Borsten überragt werden, oder in Vertiefungen sitzen, macht es wahrscheinlich, dass diesen Organen eine andere Verrichtung zukommt, und es liegt nahe, an die Geruchswahrnehmung zu denken, oder doch an eine dieser nahe stehende Empfindung. Somit würde also den Antennen durch Differenzirung besonderer Nervenendigungen tragender Apparate eine doppelte Function zukommen: sie würden Organe sein, welche bei vielen Arthropoden dem Tastsinn vorstehen, und bei anderen auch wieder andere Wahrnehmungen von Zuständen des umgebenden Mediums vermitteln können.

Die morphologischen Beziehungen der Antennen fallen der Beurtheilung von Gliedmaassen anheim und sind dort (§ 116) abgehandelt worden. — Der von Leydig zuerst bei Branchipus, dann an der Larve von Corethra plumicornis entdeckte Sinnesapparat der Taststäbchen (auch als Tastborsten bezeichnet) ist von demselben in seiner Verbreitung nachgewiesen worden. Bei niedern Krustenthieren sowie bei im Wasser lebenden Insectenlarven sind diese Organe an verschiedenen Stellen der Körperoberfläche vorhanden. Zuweilen kommen sie in Gruppen vor. Vergleiche die wichtigen Arbeiten von Leydig (Z. Z. 1851. S. 292. Daphniden S. 41; A. A. Ph. 1859. Dasselbe. 1860. S. 265), ferner die Mittheilungen von Häckel, Corycäiden, und Claus, Copepoden (S. 52), Weismann, Z. Z. XVI. S. 67.

Als Geruchsorgane hatte man bei den höheren Krustenthieren einen konisch gestalteten, am Basalgliede der äussern Antennen lagernden Vorsprung gedeutet, dessen freies Ende entweder durch eine dünne Membran verschlossen oder durch eine ins Innere führende Spalte ausgezeichnet ist. Die genauere Untersuchung hat das nicht bestätigen können, dagegen ist in den gleichfalls von Leydig entdeckten, an den inneren Antennen der Crustaceen vorkommenden feinen Anhängen, die aus den oben erwähnten Gründen nicht mit den »Taststäbchen« verwechselt werden dürfen, ein höchst wahr-

scheinlich dem Geruchssinn dienender Apparat gefunden. (A. A. Ph. 1860. S. 265). Diese »Riechstäbchen« sind unter den Krustenthieren sehr verbreitet, beim männlichen Geschlechte sind sie reichlicher vorhanden als beim weiblichen. Sie bilden an den Gliedern des äussern Astes vom inneren Antennenpaare bei Astacus büschelförmige Gruppen. Bei Pagurus sind sie kammartig aufgereiht und von beträchtlicher Länge. Bei den Myriapoden besetzen sie einzeln oder in Gruppen die Fühlerglieder. Dasselbe gilt von den Antennen der Insecten, die man schon längere Zeit als Geruchsorgane betrachtet hat. (ERICHSON, de fabrica et usu antennarum. Berol. 1847. BURMEISTER, Zeitung f. Zoologie I. Nr. 7). Konnte sich einerseits nachweisen lassen, dass gar viele Insecten von ihren Antennen gar keinen Tastgebrauch machen, so wurde andererseits die Vermuthung, dass hier keine eigentlichen Tastorgane vorliegen, auch durch andere Erwägungen begründet. Solche ergeben sich, wenn man das Verhältniss der Abhängigkeit der gesammten Insectenwelt von atmosphärischen Einflüssen hinreichend würdigt, und hiermit die nicht schwer anzustellenden Beobachtungen über die Art, wie diese Thiere ihre Antennen gebrauchen, wie sie mit ihnen die Luft durchfühlen, in Zusammenhang bringt. Was die eigentlichen sensiblen Organe angeht, so sind diese bald von derselben Gestalt wie bei Krustenthieren, in den meisten Fällen jedoch bieten sie ziemlich abweichende Verhältnisse. Sie erscheinen als kurze Papillen oder feine Borsten an der Oberfläche, während man früher grubenförmige Vertiefungen, die übrigens schon manche andere Deutung erfuhren, als den Sitz des Geruchsinnes ansah.

Hörorgane.

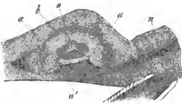
§ 124.

Hörorgane sind bei den *Arthropoden* nur in beschränkter Weise bekannt geworden, indem man bei den *Myriapoden* und *Arachniden* jede Spur davon vermisste, bei *Krustenthieren* und *Insecten* dagegen nur in einigen Abtheilungen solche Organe nachweisen konnte, die zur Schallempfindung geeignet erscheinen.

Es sind vorzüglich zwei Organformen, welche sich streng nach dem Medium, in dem die Thiere leben, vertheilen. Die eine Form findet sich bei den *Krustenthieren.* Sie besteht aus einem sackartigen Raume, der durch eine Einstülpung des Integumentes gebildet wird. Diese **Hörblasen** unterscheiden sich in geschlossene und offene. Beide sind durch den Zusammenhang mit dem Integumente von den Hörorganen anderer wirbelloser Thiere, zum Beispiel der Hörbläschen der Würmer, verschieden. Diese Hörblasen liegen bei den meisten höhern Krustenthieren am Basalgliede der inneren Antennen. So bei Leucifer, Sergestes und anderen Malacostraken, mit denen darin auch die Scheerenasseln (Tanais) übereinstimmen, deren Hörblase jedoch nach aussen sich öffnet wie bei den höheren Decapoden. Sie können auch an anderen Körpertheilen vorkommen. So liegen sie bei den Mysiden in den beiden inneren Lamellen des Schwanzfächers. In den Hörblasen (Fig. 97. *l*) finden sich feste Gebilde vor, Otolithen, welche bei den geschlossenen Hörblasen (bei Mysis, bei Hippolyta) aus einem Concremente *(o)* bestehen. Dieses wird von feinen, immer in regelmässiger Weise angeordneten Härchen *(a)* festgehalten. Bei den offenen Hörblasen, die bei den Decapoden sehr verbreitet sind, finden sich manche Complicationen in

der Ausmündung. Die Stelle der Otolithen wird hier durch von aussen eingebrachte Sandkörnchen vertreten, welche von bestimmten von der Hörblasenwand entspringenden Haaren in regelmässiger Weise befestigt werden. (Hensen.) Diese Haare sind ähnlich andern Haaren des Integumentes beschaffen, aber dadurch ausgezeichnet, dass ihr Schaft nur indirect mit dem Boden der Hörblase verbunden ist, indem er grösstentheils auf einem zarten membranösen Vorsprunge steht, und dass zu ihnen die Endigungen von Nerven treten. Sie stimmen dadurch mit den stäbchenförmigen Fortsätzen überein, welche bei den Mysiden den Otolithen tragen, denn auch zu diesen tritt ein Nerv *(n n')*. Der Hörnerv ist bei den Vorgenannten ein Zweig der innern Antennennerven, wo die Hörblase der inneren Antenne eingebettet ist. Beide Gebilde stellen somit Endapparate von Nerven vor, welche durch Erschütterungen des von ihm getragenen festen Körpers, sowohl des vom Thiere selbst gebildeten Otolithen, als der von aussen her aufgenommenen Sandkörner, in Schwingungen versetzt werden, und dadurch eine Nervenerregung vermitteln. Da die Zahl wie die Länge und specielle Gestaltung dieser »Hörhaare« eine zwar individuell constante, aber in den einzelnen Gattungen sehr mannichfache ist, wird bei dieser Einrichtung die Schallempfindung vielfach modificirt sein.

Fig. 97.



Die Gesammteinrichtung dieser merkwürdigen Apparate lehrt uns, wie die Hörorgane aus einer Differenzirung der allgemeinen, mit dem Integumente verknüpften Empfindungsorgane hervorgehen. Die Hörhaare sind nur Modificationen anderer Nervenendigungen bergender »Haare« des Integuments, wie z. B. der »Tastslähchen«, wie sie denn auch an freien Körperstellen vorkommen können. Die Bildung der ungeschlossenen Hörblasen oder der »Hörgruben« repräsentirt dann eine zweite Stufe jener Differenzirung, und mit der Umwandlung in eine geschlossene Blase ist für diese interessante Erscheinung nur ein weiteres Stadium ausgedrückt.

Die andere Form von Hörorganen besteht bei *Insecten*, wo sie allerdings nur bei einer kleinern Anzahl nachgewiesen ist. Vorzüglich sind es die auch mit Stimmorganen begabten Orthopteren, die ein Organ zur Aufnahme von Schalleindrücken erkennen liessen. Die allgemeine Einrichtung besteht in einer Membran, welche trommelfellartig an einem festen Chitinring sich ausspannt, mit der einen Fläche nach aussen, mit der anderen nach innen gekehrt. An der Innenfläche lagert sich eine Tracheenblase an, und auf dieser oder auch zwischen ihr und dem »Tympanum« findet eine

Fig. 97. Schwanzanhang von *Mysis*, von der Seite gesehen. *b* Hörblase. *o* Otolith, der von den Hörhaaren *(a)* getragen wird. *n* Nervenstämmchen (vom letzten Ganglion der Bauchkette), welches sich bei *n'* zu den Hörhaaren ausbreitet. (Nach Hensen.)

ganglionäre Nervenausbreitung statt, mit welcher eigenthümlich modificirte Nervenendigungen in Gestalt von kleinen keulenförmigen Stiftchen mittelst feiner Fäden entspringen. Sowohl das Tympanum als die Tracheenblasen dienen als schalleitende Organe. Die percipirenden Organe werden durch die stiftförmigen Nervenendigungen vorgestellt, die in bestimmter Anordnung erscheinen. Bei den Acridiern liegt das Organ im Metathorax dicht über der Basis des dritten Fusspaares und empfängt seinen Nerv vom dritten Brustganglion. Das Tympanum liegt hier in einer seichten Vertiefung, zuweilen auch im Grund einer tieferen Höhle. Es wird von einer dem Integument angehörigen Chitinmembran gebildet. Die Locustiden und Achetiden besitzen das Organ in den Schienen der beiden Vorderfüsse verborgen. Bei den ersteren liegt auf beiden Seiten des genannten Fusses ein Tympanum, entweder oberflächlich oder im Grunde einer Höhlung, die vorne mit einer einzigen Oeffnung ausmündet. Den Raum zwischen beiden Tympanis nehmen zwei Tracheenstämme ein, von denen einer den Nervenendapparat in Gestalt einer Leiste trägt. Bei Locusta wird diese Hörleiste von einer Reihe gegen das eine Ende zu allmählich kleiner werdender Zellen gebildet, deren jede einen entsprechend grossen »Stift« umschliesst. Einfacher ist das Trommelfell der Achetiden, bei denen es an der äussern Seite der Vorderbeinschienen dicht unter dem sogenannten Kniegelenk zu finden ist.

An diese in ihrem ganzen Baue als Hörwerkzeuge sich darstellenden Organe reihen sich andere, deren Natur minder sicher bestimmt ist. Das Vorkommen derselben stiftartigen Körper als Endigungen von Nerven lässt auch diese Organe wenigstens den Hörapparaten beizählen, sowie auch in der ganglionären Ausbreitung der bezüglichen Nerven längs eines Tracheenstammes eine Verwandtschaft ausgesprochen ist. Die Nervenenden richten sich gegen das Integument, dessen Chitinschichte an diesen Stellen stets dichte Gruppen von feinen Porencanälen besitzt, so dass eine Tympanumbildung mangelt. Diese Organe sind bis jetzt in der Wurzel der Hinterflügel von Käfern, sowie an der Schwingkolbenbasis von Dipteren nachgewiesen.

Diese beiden Formen von Gehörorganen der Arthropoden sind zwar im Einzelnen ihrer Ausführung von einander bedeutend verschieden, allein es lässt sich dennoch ein Zusammenhang nachweisen, wenn man beachtet, dass in beiden Fällen die chitinogene Zellenschichte die Trägerin abgibt für die eigenthümlichen Endorgane, welche bei den Crustaceen mit Fortsätzen des Integuments, den Hörhärchen, in Verbindung treten, indess sie bei den Insecten, zu jenen Stiftchen umgebildet und damit in anderer Richtung differenzirt, innerhalb des Hautskelets und ohne Beziehungen zu Fortsätzen desselben verharren. Die Verschiedenheit der Localität dieser Organe gibt einen weiteren Anhaltepunct für diese Auffassung, indem daraus die allgemeinere Verbreitung der Fähigkeit zur Umbildung von Integumentstrecken in jene complicirteren Sinnesorgane erhellt.

Ausser den vorgeführten Hörorganen der Krustenthiere sind noch einige Bildungen zu erwähnen, die vielleicht hier eine Stelle finden dürfen. Zwei »kugliche, Gehörblasen ähnliche Räume«, in denen ein Ballen von Concretionen sich vorfand, hat CLAUS bei Copepoden (Calanella) beschrieben (Copepoden S. 56), und LEYDIG gedenkt im Kopfe der

Daphniden einer ganglionären Nervenendigung, an welcher stark lichtbrechende »an die Gehörstäbchen der Insecten erinnernde« Elemente sich vorfinden.

Die Hörorgane der höheren Krustenthiere wurden von FARRE zuerst richtig gedeutet. (Phil. Trans. 1843. S. 233). Vergleiche ferner HUXLEY, Ann. Mag. Nat. 1851, LEYDIG, Z. Z. III. 1851. S. 287. LEUCKART, A. Nat. 1853, ferner KRÖYER in den Schriften d. Königl. Dänischen Gesellschaft d. Wissenschaften. Fünfte Reihe: naturwiss. und mathemat. Cl. IV. Bd. 1886. CLAUS, Z. Z. XIII. S. 437. Die genaueste Schilderung mit wichtigen physiologischen Nachweisen bei HENSEN, Z. Z. XIII. Nach diesem Autor verhält sich das Hörorgan bei Carcinus sehr eigenthümlich. In der Larve (Zoea) besteht es aus einer einfachen mit Otolithen versehenen Blase, beim Erwachsenen fehlen die Otolithen und die aus drei Halbcanälen gebildete Blase ist geschlossen. Die Otolithen fehlen ausserdem noch bei nicht wenigen Arten, die geschlossene Hörblasen besitzen, so bei Hippa, Pinnotheres, Gelasimus, Ocypoda, Grapsus, Lupea, Platycarcinus, Hyas etc. Die Hörblase wurde vermisst bei Phyllosoma, Pandalus, Erichthus, Thysanopoda. Von den Hörhaaren werden drei Arten unterschieden. Die wichtigsten sind die den Otolithen tragenden, sie gehen in diesen, oder wenn es mehrere sind, zwischen sie hinein. Sie sind häufig in mehreren Kreisen angeordnet, so z. B. beim Hummer, ähnlich auch bei Astacus. Sehr zart sind die Haare bei Palaemon, in geringer Zahl kommen sie bei Crangon vor, und noch weniger (7—8) besitzt Hippolyte. Eine allmähliche Abnahme der Grösse der Haare ist bei Mysis beobachtet. Eine zweite Art bilden die im Hörsäckchen stehenden freien Haare, die gleichfalls bestimmte Form und Anordnung bei den einzelnen Gattungen aufweisen, und endlich hat HENSEN noch als dritte Art von Hörhaaren solche unterschieden, die ausserhalb der Hörblase vorkommen, und verschiedene Localitäten einnehmen. — Die Hörblasen sammt ihrem Inhalte werden bei der Häutung mit dem Hautskelet abgestossen; bei den geschlossenen Blasen bildet sich jedesmal ein neuer Otolith, bei den offenen werden nur Concremente eingeführt. Die Hörhaare wechseln gleichfalls damit. Die neuen entstehen aber nicht in den alten, sondern unter diesen, und heben sich erst mit der Entfernung der alten empor. — Hinsichtlich der functionellen Beziehungen der Hörhaare hat HENSEN nachgewiesen, dass die Haare im Wasser durch Töne in Schwingungen versetzt werden, und zwar nicht alle Haare gleichmässig, sondern das eine »durch diesen, das andere durch jenen Ton, wobei gewisse Töne besonders stark auf je ein einzelnes Haar einwirken«.

Das Gehörorgan der Insecten ward von JOH. MÜLLER bei Gryllus hieroglyph. entdeckt. (Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig 1826). Spätern genaue Untersuchungen über dieses Organ verdankt man v. SIEBOLD (Arch. Nat. 1844 Neuerdings ward es vorzüglich in histiologischer Beziehung von LEYDIG durchforscht (A. A. Ph. 1855. Lehrb. d. Histologie 1851), sowie auch von demselben die bei Käfern und Fliegen vorkommende Modification entdeckt wurde (A. A. Ph. 1860. S. 299).

Ueber das Gehörorgan von Locusta vergl. HENSEN (Z. Z. XVI. S. 190), der eine genaue Analyse der Crista acustica gibt.

Sehorgane.

§ 125.

Die **Sehwerkzeuge** der Arthropoden erscheinen theils in derselben Beschaffenheit wie bei den Würmern, theils stellen sie weiter vorgeschrittene Bildungen vor, wobei jedoch die wesentlichen Elemente dieselben bleiben. Wie bei den Würmern ist die Lagerung der Augen am Kopfe, nur ganz selten

tragen auch andere Körpertheile Sehorgane. Wir unterscheiden am Auge den percipirenden Apparat, der theilweise von Pigment umhüllt wird, dann als äussere Umhüllung einen Theil des Integumentes, der häufig zu einem lichtbrechenden Organe modificirt ist.

Der percipirende Apparat besteht immer aus stäbchenartigen Gebilden, die in Form einer Keule, eines umgekehrten Kegels oder eines mehrseitigen Prisma's sich darstellen (Fig. 98. *C. r.*) und mit den Fasern des Sehnerven in Zusammenhang treten, wodurch sie sich als Enden des Opticus ansehen lassen. Dies sind die sogenannten Krystallstäbchen des Arthropodenauges, die immer eine ansehnliche, im Vergleiche mit den analogen Bildungen anderer Thiere colossale Grösse besitzen. Ihre Beschaffenheit ist an den einzelnen Abschnitten verschieden, und während sie am vorderen freien, der Aussenwelt zugewendeten Ende so stark lichtbrechend erscheinen, dass man sie lange Zeit für die eigentlich lichtbrechenden Medien des Auges, Sammellinsen vergleichbare Gebilde, gehalten hat, so nehmen sie gegen ihr inneres centrales Ende allmählich die Eigenschaften der Nervenfaser an. Ausser dieser allmählichen Aenderung ihrer Beschaffenheit finden sich an und in ihnen noch manche andere Differenzirungen vor. Es bestehen also auch hier Endapparate, die in ihrer Art ebenso eigenthümlich sind, wie die Enden der anderen Sinnesnerven. Eine körnige Pigmentschichte bildet fast immer die äussere Hülle, welche scheidenförmig die Stäbchen umfasst und nur das vordere, in der Regel gewölbte Ende frei lässt.

Ein besonderes lichtbrechendes Organ, morphologisch der Linse höherer Thiere vergleichbar, fehlt stets, wird aber durch andere Einrichtungen vertreten. Das chitinisirte Integument des Körpers geht nämlich in allen Fällen über das Auge hinweg, ist aber hier pigmentfrei und daher hell und durchscheinend geworden, so dass es die Stelle einer Cornea vertritt. In vielen Fällen zeigt diese Schichte eine beträchtliche nach innen convexe Verdickung, wodurch sie dann zum lichtbrechenden Organe wird, und dies in noch höherem Grade in jenen Fällen, wo sie auch nach aussen sich hervorwölbend, einer Linse ähnlicher gestaltet erscheint. Uebrigens kommt dem freien Ende des Krystallstäbchens eine eigenthümliche Differenzirung zu, vermöge welcher eine lichtbrechende Bedeutung dieses Abschnittes des Stäbchens als sehr wahrscheinlich zu betrachten ist. Da die Krystallstäbchen aus derselben Zellschichte hervorgehen, welche die Matrix der Chitinhülle des Leibes abgibt, ist auch hier das Sehorgan als eine aus dem Integument entstandene Bildung zu betrachten.

Als Accomodationsapparat sind sowohl bei Krustenthieren als Insecten beobachtete Muskelfasern zu deuten, welche längs der Krystallstäbchen verlaufend, ohne Zweifel letztere der lichtbrechenden Cornea zu nähern im Stande sind.

Aus den verschiedenen Graden der Betheiligung der vorerwähnten Gebilde an der Zusammensetzung eines Auges entstehen mannichfaltige Combinationen, welche sich als folgende, jedoch nicht scharf gesonderte Hauptformen aufstellen lassen:

I. Augen ohne lichtbrechende Cornea.

1) Einfaches Auge. Jedes Auge wird nur von Einem Krystallstäbchen gebildet, welches in eine Pigmentmasse eingesenkt und immer vom Chitinüberzuge entfernt ist. Letzterer nimmt keinen Antheil am Baue des Auges. Diese Form stellt das Auge der niederen Crustaceen dar. Zwei solcher meist unmittelbar dem Gehirne aufsitzender Augen, sind charakteristisch für die Larven der Entomostraken (Naupliusform) und kommen auch da noch vor, wo bereits andere complicirtere Sehorgane aufgetreten sind. Das ganze Verhalten dieser Augen kommt jenem von Würmern (Turbellarien, Nemertinen, vielen Anneliden) gleich und verweist damit auf eine gemeinsame Abstammung.

2) Zusammengesetztes Auge. Mehrere Krystallstäbchen treten in die Bildung eines Auges zusammen, ohne dass das über das Auge wegziehende Integument Verbindungen mit diesem eingeht, oder direct sich am Sehapparate betheiligt. Niedere Crustaceen bieten diese Augenform dar, die ebenfalls bei Würmern (z. B. bei Sagitta) ihr Vorbild hat.

II. Augen mit Cornea.

1) Einfaches Auge. Der percipirende Apparat wird nur durch ein einziges, meist beträchtlich grosses Krystallstäbchen vorgestellt, vor welchem ein entsprechender Abschnitt des Integumentes eine linsenartige Bildung eingeht. (Corycäiden.)

2) Zusammengesetztes Auge.

a. Mit einfacher Cornea. Mehrere Krystallstäbchen vereinigen sich zu einem Sehorgane, welches von einer linsenförmig gewölbten Cornea überzogen wird. Die letztere ist also dem gesammten percipirenden Apparate gemeinsam. (Arachniden.)

b. Mit mehrfacher Cornea. Meist zahlreiche, um die ganglionäre Sehnervenanschwellung radiär geordnete Krystallstäbchen (Fig. 98. *Ar*) sind zu einem oberflächlich gewölbten Sehorgane vereinigt. Ueber dasselbe bildet die Chitinhülle den einzelnen Krystallstäbchen entsprechende Facetten (*B*), die bald mehr bald weniger convex nach innen vorspringend (*Cc*), für jedes Krystallstäbchen ein lichtbrechendes Organ herstellen. (Facettirtes Auge der Krustenthiere und Insecten.) Durch den Antheil, welchen die »Cornea« an jedem einzelnen Auge nimmt, werden fernere Modificationen hervorgerufen. Die Facettirung ist entweder nur innerlich bemerkbar, und

Fig. 98.

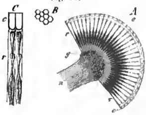


Fig. 98. *A* Schematischer Durchschnitt durch ein zusammengesetztes Arthropodenauge. *n* Sehnerv. *g* Ganglienanschwellung desselben. *r* Krystallstäbchen aus dem Ganglion hervortretend. *c* Facettirte Cornea, vom Integument gebildet, wobei jede Facette durch Convexität nach innen als lichtbrechendes Organ (Linse) erscheint. *B* Einige Hornhautfacetten von der Fläche gesehen. *C* Krystallstäbchen (*r*) mit den entsprechenden Cornealinsen (*c*) aus dem Auge eines Käfers.

die Oberfläche des Auges erscheint glatt (Crustaceen), oder sie drückt sich auch auf der Oberfläche aus.

Bei diesen zusammengesetzten Augen muss jedes einzelne Krystallstäbchen einem einfachen Auge (II. 1.) analog angesehen werden, und in gleicher Weise verhalten sich auch die Theile des sub I. 2 beschriebenen Auges zu dem gänzlich einfachen Auge sub I. 1. Die zusammengesetzten Augen erscheinen somit als Aggregate der einfachen. Die Zahl der bei Bildung eines zusammengesetzten Auges concurrirenden Krystallstäbchen ist äusserst verschieden, von zweien an bis zu mehreren Tausenden variirend. Bemerkenswerth ist noch, dass bei allen zusammengesetzten Augen der Sehnerv vor seinem Eintritte ins Auge ein Ganglion bildet (Fig. 98. *g*), welches mit dem hinteren Ende der Stäbchen so enge verbunden ist, dass diese wie in das Ganglion eingesenkt sich ausnehmen. Indem die eine oder die andere Art dieser Sehwerkzeuge für sich allein vorkommt, oder neben einer andern besteht, ergeben sich für den Sehapparat der einzelnen Arthropoden-Abtheilungen mannichfache Verschiedenheiten. Nicht geringere Eigenthümlichkeiten entstehen durch den Wechsel der Sehorgane; gewisse Formen herrschen in den ersten Entwickelungszuständen, um später nach dem Auftreten anderer, höher differenzirter Sehorgane zu schwinden, oder um in rudimentärer Gestalt fortzubestehen.

Die vorhin zuerst erwähnte einfache Augenform besteht vorwiegend bei den *Entomostraken*. Beide Augen sind dicht aneinander gerückt, durch das zusammenhängende Pigment zu einem Organe verschmolzen; wo sie nicht dem Gehirn selbst aufsitzen, trägt sie ein von diesem ausgehender medianer Fortsatz. Die Cirripedien und Rhizocephalen besitzen sie während des Larvenzustandes, sie trifft sich ferner bei den Copepoden, Ostracoden und Branchiopoden. Bei vielen frei lebenden Copepoden ist dies unpaare Auge bald mehr, bald minder deutlich in zwei geschieden. Das Vorkommen mehrerer Krystallstäbchen in jedem Auge bildet einen Uebergang zur zusammengesetzten Augenform, und indem sich das über dem einfachen Augenpaar befindliche Integument in zwei den Krystallstäbchen entsprechenden Facetten verdickt zeigt, knüpft sich schon hier die Bildung von Cornealinsen an. Aus der Vermehrung der Krystallstäbchen bei den Copepoden geht noch eine andere Erscheinung hervor. Wenn wir die Bildung mit nur je einem Krystallstäbchen als einfaches Auge bezeichnen, so brauchen wir beim jederseitigen Vorkommen von zwei, je mit einer besonderen Pigmentscheide versehenen Krystallstäbchen, diese beiden zusammen noch nicht als Ein Auge zu betrachten. Sie werden vielmehr auch als einzelne Augen angesehen werden dürfen, von denen die jederseitigen sich untereinander ebenso genähert haben, wie die beiderseitigen es zeigten. Auch hierfür finden sich unter den Würmern bereits vielfache Beispiele. So haben wir also bei Verdoppelung der Krystallstäbchen vier einfache Augen zu unterscheiden. Indem von diesen ein Paar, das vordere, innere, auf seiner niederen Stufe bestehen bleibt, während das äussere hintere Paar durch Vergrösserung der Krystallstäbchen sich weiter bildet, und zugleich vom Integumente her Cornealinsen empfängt, erhalten wir die Einrichtung des Sehapparates der Pontelliden und

Corycäiden. Hier findet sich ein sogenanntes medianes Nebenauge zwischen zwei sehr grossen einfachen Augen mit Cornealinse vor.

Neben jenem medianen Auge, welches zuweilen durch einen blossen Pigmentfleck dargestellt sein kann, besitzen die Daphniden und Phyllopoden noch zwei zusammengesetzte Augen, welche bei den ersteren in verschiedenem Grade untereinander verschmolzen sind und von besondern Muskeln bewegt werden. Durch die Erwägung, dass das bei den Copepoden einfachere Auge unter Vermehrung der percipirenden Elemente in ein zusammengesetztes übergehen kann, sowie dass aus dem durch mehrfache Krystallstäbchen dargestellten Sehorgan unter vorzugsweiser Ausprägung einzelner Krystallstäbchen zwei ansehnliche Augen von dem aus dem Reste des primitiven Sehorgans dargestellten mittleren oder unpaaren Auge sich sondern, wird man auch den Sehapparat der Branchiopoden aus ähnlichen wie bei Copepoden bestehenden Verhältnissen abzuleiten im Stande sein. Wir betrachten dann das seitlich differenzirte Augenpaar der Branchiopoden als eine durch Vermehrung der Krystallstäbchen und durch Entwickelung eines besondern Sehnerven sich äussernde Differenzirung des primitiven Sehapparates der Copepoden, von dem gleichfalls noch Reste fortbestehen bleiben. Bei den Daphniden ist das meist verschmolzene, nach verschiedenen Richtungen bewegliche Auge, noch ohne bestimmte Beziehungen zum Integumente. Durch die Beweglichkeit und die unmittelbare Lagerung unter dem Chitinpanzer bilden die Augen der Phyllopoden Uebergänge zu jenen, wo der Chitinpanzer sich am optischen Apparate unmittelbarer betheiligt. Auch bietet die Einlagerung des Auges in einen stielartigen Fortsatz (z. B. bei Artemia und Branchipus) eine Anknüpfung an die stieläugigen Malacostraken dar. Eine Facettirung der vom Chitinpanzer gebildeten Cornea ist nur an der Innenfläche bemerkbar, ebenso bei den beiden grossen Augen der Pöcilopoden, zwischen denen noch zwei kleinere Nebenaugen vorkommen. Den gleichfalls zusammengesetzten Augen der Lämodipoden fehlt diese innere Facettirung, dagegen sind die aus Haufen oder Gruppen von Einzelaugen dargestellten Sehorgane der Asseln mit Cornealinsen ausgestattet.

Zusammengesetzte Augen mit facettirtem Ueberzuge besitzen die Thoracostraken (Podophthalmata). Jedes der beiden aus zahlreichen Krystallstäbchen zusammengesetzten Augen wird von einem besonderen Stiele getragen, der, durch Muskeln beweglich, vor den Antennen eingelenkt ist. Damit erreichen die schon bei den Phyllopoden ausgebildeten seitlichen Augen ihre höchste Entfaltung, wobei zugleich der in den niedern Abtheilungen der Krustenthiere noch fungirende mittlere Theil des primitiven Sehapparates (das Entomostrakenauge), entweder in einzelnen Larvenzuständen (Phyllosomen, Garnelen) vorhanden ist, oder gar nicht mehr sich entwickelt.

Ich habe das Auge des *Copepoden* zum Ausgangspuncte genommen, und davon die mannichfaltigen Formen von Sehorganen abzuleiten versucht, weil diese Form nicht blos an sich die einfachste vorstellt, sondern au die unter den Wurmern verbreitetste Einrichtung des Sehorgans sich unmittelbar anknüpfen lässt. Die Anlage dieses Sehorgans der Copepoden ist paarig, und erst während der embryonalen Periode erfolgt eine Verschmelzung. Zu den beiden gewohnlich vorhandenen Krystallstäbchen, die wie licht-

brechende Kugeln aus dem Pigmentflecke hervorsehen, treten häufig noch neue hinzu. Ein dicker Krystallkegel lagert sich bald dorsal, bald ventral, bald nach vorne gerichtet, zwischen die beiden vorhandenen (Ichthyophorba), oder es treten neben den erwähnten grösseren noch mehrere Paare kleinerer auf (Temora, Dias, Thalestris). Bei der Familie der Pontelliden rückt ein mit einem Krystallkegel versehenes unpaares Auge auf die Ventralfläche, und stellt, auf einem Stiele befestigt, einen beweglichen Bulbus dar. Wie den oberen Augen kann auch diesen unteren eine Cornealinse vom Integumente geliefert werden. (Vergl. CLAUS, Copepoden). Bei manchen Copepoden sind die Augen beweglich, indem von dem Bulbus aus Muskelbündel zur Wandung des diesen umschliessenden Hohlraumes gehen. — Die Lagerung der zwei bei Pontelliden und Corycäiden entwickelten grossen Einzelaugen ist sehr verschieden, bald sind deren Cornealinsen am Vorderrande, bald auf der Oberfläche des Kopfschildes angebracht. — Die beiden zusammengesetzten seitlichen Augen der Phyllopoden finden sich unter den *Ostracoden* bei Cypridinen, wiederum zugleich mit dem medianen Nebenauge, indess bei Cypris letzteres das einzige Sehorgan bildet.

Von besonderer Wichtigkeit sind beim Auge der *Branchiopoden* einige Uebergänge vermittelnde Verhältnisse. Das zusammengesetzte verschmolzene Augenpaar der Daphniden liegt in einem besonderen Hohlraume, der durch einen Blutsinus vergestellt wird, und hat bei manchen noch keine ihm eigene Integumenthülle. Auch bei den Argulinen liegen die beiden kugligen Augen in einem besonderen Blutsinus im Kopfschilde, doch zeigt sich hier das Integument schon als Cornea dem Auge angepasst, indem es den Enden des Krystallkegels entsprechende Buchtungen besitzt. Bei vielen Daphniden rückt das Auge dichter ans Integument, und lagert sich allmählich in eine Ausbuchtung desselben ein (Daphnia quadrangula, brachiata), die, es sogar bis auf die Verbindungsstelle mit dem Sehnerven umschliessend (Polyphemus), eine Art von Stielbildung erzeugt (vergl. LEYDIG, Daphniden). Was hier für das verschmolzene Auge entstanden, hat sich bei Branchipus und Artemia für die getrennten Augen gebildet, und durch den damit erreichten engen Anschluss der Oberfläche des Auges ans Integument wird das Auftreten der Facettirung des letzteren, und die Verbindung der Chitindecke mit dem Sehorgane verständlich. Diese Verbindung bezieht sich jedoch überwiegend auf die Function, indem auch bei dem entfernter vom Integumente gelagerten Auge die Betheiligung des letzteren an der Genese der Krystallstäbchen kaum zweifelhaft sein dürfte. Die Zahl der Krystallstäbchen im Branchiopodenauge ist eine sehr verschiedene, meist ist sie beträchtlich, und es erscheinen ihre gewölbten Endflächen wie helle Perlen auf der dunklen Pigmentkugel des Bulbus.

Die *Poecilopoden* besitzen die ausser den beiden grossen zusammengesetzten seitlichen Augen vorkommenden zwei kleinern mit einer glatten Cornea. Ihre feinere Structur ist unbekannt. Dass sie aus dem medianen Nebenauge der Phyllopoden hervorgingen, ist nicht unwahrscheinlich.

Bei den *Lämodipoden* sind die zusammengesetzten Augen meist nur wenig entwickelt, ebenso bei den Gammarinen unter den Amphipoden, indess die Hyperiden durch sehr mächtige Augen ausgezeichnet sind. Bei Phronima ist jedes der beiden Augen in zwei Abschnitte, einen seitlichen und einen oberen getheilt, welche beide noch durch differente Länge ihrer Krystallstäbchen sich unterscheiden (PAGENSTECHER, Arch. Nat. 1861. S. 30), und dadurch wiederholt sich in anderer Form das, was oben von der Differenzirung des Copepodenauges bemerkt ward. Derartige Sonderungen sind aus der Zusammensetzung des Auges erklärlich, dessen Elemente, wie oben hervorgehoben, ursprünglich als individuelle Gebilde auftreten, um mit ihrer Vermehrung auf eine tiefere Stufe herabzusinken. Wenn dann einzelne oder Gruppen von Krystallstäbchen wieder einen besonderen Abschnitt formiren, so äussern sie damit nur die ihnen ursprünglich zukommende Bedeutung. Auch den höheren Crustaceen kommen solche Differenzi-

rungen am zusammengesetzten Auge zu. Sie sind bei Schizopoden (Euphausia) gesehen. Bei demselben findet sich auch eine besondere Bildung augenartiger Sinnesorgane, die an den Seiten mehrerer Brustfüsse und zwischen den vier vorderen Schwimmfüssen des Abdomen als röthlich glänzende Kugeln sich bemerkbar machen (CLAUS).

Der Augenstiel der Thoracostraken wird von Manchen mit Unrecht für eine Gliedmaase angesehen. Er verdankt seine Entstehung einer mit dem allmählichen Längerwerden auftretenden Differenzirung, die durch ihr im Laufe der Ontogenese verhältnissmässig spätes Auftreten sich auch als späte Bildung in phylogenetischer Beziehung erweist. — Dass er jedoch vor der Abzweigung der Thoracostraken bestand, ergibt sich aus seinem Vorkommen bei den Scheerenasseln. Die vom Integumente gebildeten Facetten dieser Augen sind schon äusserlich abgegrenzt, und bilden entweder viereckige (bei Astacus, Palaemon, Palinurus u. a. m.) oder sechseckige Felder (bei Maja, Portunus, Squilla u. a.).

Bezüglich einiger histiologischen Bemerkungen über die Krystallstäbchen siehe den folgenden §.

§ 126.

Gegenüber der grossen Mannichfaltigkeit, welche Zusammensetzung und Anordnung der Sehorgane bei den Crustaceen bietet, trifft sich bei den übrigen Arthropodenclassen ein mehr gleichartiges Verhalten.

Die Augen der *Myriapoden* schliessen sich an die der *Isopoden* an. Ihre jederseits am Kopfe in eine oder zwei Reihen angeordneten einfachen Augen zeigen wechselnde Zahlenverhältnisse (4—8).

Bei den *Arachniden* herrscht die Form der zusammengesetzten Augen mit einfacher Hornhaut, doch ist das Verhalten der letzteren ein ganz anderes als bei den mit ähnlichen Augen ausgestatteten Krustenthieren. Jedes Auge ist nämlich mit einer nach aussen wie innen gewölbten Cornea versehen, die somit völlig wie eine Linse fungiren kann. Sie zeigen im Innern vielfache, den Krystallstäbchen analoge Elemente, deren vordere kolbige Enden bis dicht an die hintere Wölbung der Cornea stossen, und unterscheiden sich also von den übrigen zusammengesetzten Augen durch ihre einfache Cornealinse. Ausgezeichnet sind die Augen der *Araneen* durch die entwickelte Pigmentschichte, welche sich theils zwischen den Krystallstäbchen verbreitet, theils sich seitlich bis an die Cornealinse fortsezt und dort sogar einen irisähnlichen Ring bildet. In diesem sind circuläre Muskelfasern eingebettet, durch welche eine Verengerung des Pigmentringes bewerkstelligt wird. Bei vielen Spinnen zeigt das Auge in seinem Inneren einen lebhaften Metallglanz, was in einer den Augengrund überziehenden Körnerschichte (*Tapetum*) seine Ursache findet.

Sowohl in Lage als in Zahl dieser Augen ergeben sich manche Eigenthümlichkeiten. Die grösste Anzahl besitzen die Scorpione. Zwei grosse Augen sind einander sehr nahe gerückt, und jederseits von ihnen lagert eine Gruppe (2—5) kleinerer Augen. Bei den Spinnen und Geisselscorpionen finden sich in der Regel 8, seltener 6 am Vordertheile des Cephalothorax symmetrisch vertheilte, meist auch an Grösse verschiedene Augen, während die Opilioniden an derselben Stelle nur drei oder vier tragen, von denen die grösseren auf einer Erhabenheit des Cephalothorax stehen. Auch bei den Py-

enogoniden nehmen vier Augen eine ähnliche Stelle ein. Dagegen reduciren sie sich bei vielen Milben auf zwei, ebenso bei den Tardigraden, und sind bei manchen parasitischen Milben vollständig verschwunden, so bei den endoparasitischen Pentastomen.

Die Sehorgane der *Insecten* müssen ihrer Structur nach in zwei Gruppen gesondert werden, die eine bilden die facettirten Augen, welche meist durch ihre Grösse ausgezeichnet an der Seite des Kopfes stehen, die andere wird durch sogenannte Nebenaugen (Ocelli, Stemmata, Punctaugen) dargestellt. Letztere stellen bei den meisten Larven die einzigen Sehorgane vor. Sie sind verbreitet bei den Larven der Schmetterlinge, bei vielen Neuroptern und den fusstragenden Käferlarven, ebenso bei vielen Larven von Dipteren. Sie stehen hier meist an der Seite des Kopfes in sehr verschiedener Anzahl. Ist die letztere eine grössere, so trifft man sie in Gruppen vertheilt, oder in regelmässige Reihen geordnet. Jedes dieser Augen besteht nur aus einem oder einer geringen Anzahl Krystallstäbchen, über welchen das Integument eine Cornealinse bildet. Diese Augen stellen bei manchen Insecten die bleibenden Sehorgane vor. Sie sind nur zu zweien vorhanden, als eine Eigenthümlichkeit durch Parasitismus rückgebildeter Hemipteren u. a., wie z. B. der Pediculiden, der Cocciden etc. Eine andere Form dieser einfacheren Augen findet sich bei vielen Insecten, zugleich mit den zusammengesetzten; sie sind zwischen diesen meist zu zweien oder dreien auf der Stirnfläche angebracht, und unterscheiden sich von den vorhin erwähnten durch die Zusammensetzung aus einer grösseren Anzahl Krystallstäbchen, welchen, wie am Arachnidenauge, eine einfache Cornealinse entspricht.

Die facettirten Augen kommen mit den gleichen, schon bei den *Crustaceen* näher beschriebenen überein. Sie bilden zwei meist stark gewölbte Hervorragungen an der Seite des Kopfes und sind an Form und Grösse, sowie in der Zahl der Facetten so sehr wechselnd, dass sie bei den einen die ganze Stirne einnehmen, von beiden Seiten her in der Mittellinie zusammentreffend, bei den andern nur auf die Seiten des Kopfes beschränkt sind.

Die als Krystallstäbchen aufgeführten Theile sind nur für die Sehorgane der höheren Abtheilungen der Krustenthiere, sowie für die Insecten genauer bekannt, und hier erscheinen sie als sehr complicirte Organe, die mannichfache Differenzirungen erkennen lassen. Diese sind bedeutender bei den Insecten als bei den Crustaceen. Ob sie bei niederen Krustaceen ebensolche Complicationen bieten, muss noch dahin gestellt bleiben. An den ersterwähnten Krystallstäbchen sind zunächst zwei Abschnitte zu unterscheiden, die auch functionell auseinander zu halten sind, der vordere Abschnitt bildet den sogenannten Krystallkegel, der hintere das Sehstäbchen. Der erste erscheint als ein stark lichtbrechendes Gebilde, an dem wieder weitere Sonderungen beobachtet sind. An den Krystallkegel grenzt unmittelbar der Sehstab, der meist völlig von Pigment umhüllt wird, und wieder in mehrfache Abschnitte sich gliedern kann. In ihm haben wir den lichtempfindenden Apparat zu suchen, der aus dem dahinter gelegenen Ganglion des Sehnerven hervortritt. Von den Structurverhältnissen des Sehstabs ist die Sonderung desselben in Plättchen in physiologischer Beziehung von Wichtigkeit. Auch eine Zertheilung des gegen den Krystallkegel gerichteten Endes in fünf Fasern ist beobachtet.

Jedes Krystallstäbchen sammt seinen Theilen geht aus einer Gruppe von Zellen der Matrix des Integuments hervor. Bei Insecten treten je vier solcher Zellen enger zusammen und verschmelzen unter Auswachsen in die Länge untereinander, während ihre Kerne unter fortgesetzter Theilung sich an bestimmten Stellen des nun langgestreckten Gebildes forterhalten. Durch eine Sonderung im Inneren dieser Anlage des Krystallstäbchens entsteht sowohl der Sehstab als der Krystallkegel, beide von einer zusammenhängenden Scheide umgeben, die von den Zellen gebildet wird. Diese Scheide umschliesst auch noch das Pigment. Die Sonderung des Krystallkegels kann auch anstatt im Inneren der Anlage vor sich zu gehen, nach aussen hin, gegen die als Cornea fungirende Cuticula zu stattfinden, so dass der Krystallkegel sogar mit der letzteren verschmelzen sein kann (z. B. bei Lampyris, M. Schultze). Als besondere Differenzirungsproducte können auch vor dem eigentlichen Krystallkegel noch lichtbrechende Organe hinter der Cornea verkommen, wie z. B. die von Leydig bei Oniscus gefundenen verkalkten Doppelkugeln.

Ueber die feinere Structur des Arthropodenauges s. J. Müller, zur vergl. Physiol. des Gesichtssinnes. S. 337. Will, Beitr. z. Anat. d. zusammengesetzten Augen. Leipzig 1840. Gottsche, A. A. Ph. 1852. Leydig, A. A. Ph. 1855, dessen Lehrbuch der Histologie, dessen Tafeln z. vergl. Anat. I. und das Auge der Gliederthiere. Tübingen 1864. Claparède, Z. Z. X. M. Schultze, Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insecten. Bonn 1868. Ueber die Raupen-Augen Landois Z. Z. XVI. S. 27.

Organe der Ernährung.

Verdauungsorgane.

Darmcanal.

§ 127.

Der Nahrungscanal der *Arthropoden* beginnt am Vordertheile des Körpers und erstreckt sich, meist in geradem Verlaufe, durch die Länge der Leibeshöhle, am hinteren Leibesende, zumeist am letzten Segmente, sich öffnend. In diesem allgemeinen Verhalten ist zwar eine Uebereinstimmung mit den Würmern, namentlich *Nemertinen* und *Annulaten*, ersichtlich, allein die in der Regel sehr verschiedengradige Ausbildung der einzelnen Abschnitte des Darmes spiegelt auch hier häufig jene Unterschiede ab, welche zwischen *Würmern* und *Arthropoden* bestehen und bei letzteren weiter fortgeschrittene Differenzirungen ausdrücken. Die Lagerung des Darmrohrs zu den übrigen Organen ist die gleiche wie bei den Würmern, doch treten durch die Differenzirung eines Herzens bestimmtere Lagebeziehungen zu diesem Organe auf. Unter dem Darme verläuft das Bauchmark, über ihm lagert das Herz. Obgleich der Darm scheinbar frei durch die ganze Leibeshöhle verläuft, und nur am Anfange und Ende inniger mit der Körperwand zusammenhängt, so steht er doch auf diesem Wege ausser durch an ihn tretende Organe, wie Nerven, noch durch ein den Bindesubstanzen zuzuzählendes Gewebe hin und wieder mit der Körperwand in Zusammenhang, oder wird sogar durch einzelne Muskelzüge befestigt. Die Analöffnung ist entweder

ventral oder terminal. Die bei den Würmern vorhandenen drei Abschnitte des Darmrohrs lassen sich auch bei den Arthropoden nachweisen, nur bei den Insecten grössere Complicationen darbietend. Die Wandung des Darmrohrs setzt sich ähnlich wie bei den Anneliden zusammen. Die bei diesen vorhandene Wimperauskleidung fehlt jedoch durchweg; statt dessen findet sich über dem Darmepithel eine Chitinschichte vor, die nur an dem Abschnitte fehlt, welcher drüsigen Functionen vorsteht. Der Eingang des Nahrungscanals ist durch besondere äussere Organe ausgezeichnet, die, in Zahl, Gestaltung wie auch im speciellen Verhalten ihrer Functionen verschieden, aus Modificationen der gegliederten Körperanhänge hervorgehen.

Diese Umwandlung von Gliedmaassen in Mundtheile ist bei den *Crustaceen* am leichtesten zu überschauen und es gibt sich, wie z. B. beim Flusskrebse, die allmähliche Umgestaltung der Füsse in Kieferfüsse und dieser wieder in Kiefer dem ersten prüfenden Blicke zu erkennen, so dass die morphologische Bedeutung aller dieser Theile wohl schwerlich einem Zweifel unterliegt. Bei den übrigen Arthropoden tritt eine schärfere Scheidung der Formen ein, und wenn bei den Crustaceen der allmähliche Uebergang locomotorischer Organe in Mundtheile noch am ausgebildeten Organismus nachzuweisen ist, gibt bei den Tracheaten nur die Entwickelungsgeschichte den bezüglichen Aufschluss. Diese Beziehungen zu den Gliedmaassen lassen das nähere Verhalten in dem diesen gewidmeten § 116 abhandeln.

Ausser den Gliedmaassen betheiligen sich an der Bildung von Mundorganen noch die Ränder der Mundöffnung zur Bildung von Vorsprüngen, die als Lippen bezeichnet werden. Am constantesten ist die Bildung einer Oberlippe, während eine Unterlippe nur bei den Krustenthieren hierher bezogen werden kann, indem das bei den Insecten so benannte Gebilde durch ein modificirtes Gliedmaassenpaar dargestellt wird.

Der Darmcanal der *Crustaceen* ist sowohl durch seinen geraden Verlauf, wie durch die geringe Complication seiner Abschnitte ausgezeichnet. Die Mundöffnung besitzt nicht blos immer eine ausgesprochene ventrale Lagerung (Fig. 99. *o*), sondern ist sehr häufig weiter nach hinten gerückt, so dass der von ihr beginnende Munddarm erst eine Strecke nach vorne zu verläuft, um mit knieförmiger Umbiegung sich rückwärts zu wenden. Der Endabschnitt des in der Regel engen, als Schlund oder auch als Speiseröhre bezeichneten, Munddarms, ist gewöhnlich erweitert und stellt einen besonderen Theil des Darmrohrs vor, der sich vom folgenden Stücke, dem Mitteldarm, scharf absetzt und bei vielen einen zapfenartig in letzteren einragenden Vorsprung bildet. Die Wandungen dieses Abschnittes (*v*) sind gewöhnlich stärker, und die Innenfläche ist häufig durch ein festes Chitingerüste ausgezeichnet, welches zahnartig gegeneinander gerichtete und bewegliche Vorsprünge darbietet. Diese sind entweder solide Leisten oder Zacken, Stacheln, Borsten mannichfaltiger Art, und oft von grosser Complication, in allen Fällen Chitingebilde, hervorgegangen aus der auch den Tractus intestinalis zum grossen Theil auskleidenden Chitinhaut. Sie stellen einen zur Zerkleinerung der Ingesta dienenden Apparat vor, weshalb dieser Abschnitt auch als K a u m a g e n bezeichnet wurde. In der Regel besitzt dieser Kaumagen einen

beträchtlichen Umfang und erhält durch sein festes Gerüste eine bestimmte regelmässige Gestalt. Am ansehnlichsten ist er bei den Decapoden entwickelt, wo er den umfänglichsten Theil des gesammten Tractus vorstellt. Bei den Entomostraken ist er wenig oder gar nicht ausgebildet, dagegen besitzen unter den Arthrostraken die Isopoden in dem kleinen Kaumagen ein ziemlich complicirtes Gerüste, von welchem auch bei Amphipoden (Gammarus) Andeutungen bestehen. Wo die letztere Bildung fehlt, da ist doch eine Erweiterung des Munddarmendes vorhanden.

Der Mitteldarm (Fig. 99. *i*, Fig. 100. *i*) bildet den wenigstens an Länge beträchtlichsten Theil des Darmrohrs. Er ist der wichtigste Abschnitt, in welchen ansehnliche Anhangsdrüsen des Darmrohrs einmünden (Fig. 99. *h*), sowie an ihm auch in Ansehung der Weite und der Bildung von blindsackartigen Ausbuchtungen eine grosse Mannichfaltigkeit besteht. In manchen Fällen ist er von gleichmässigem Caliber, in anderen erscheint er an seinem vordersten Theile etwas erweitert, welcher Abschnitt dann als »Chylusmagen« bezeichnet wird. Ist diese Erweiterung über den gesammten Mitteldarm ausgedehnt, so hat man ihn auch als »Chylusdarm« benannt. Ziemlich weit ist dieser Abschnitt bei vielen Isopoden, auch bei einzelnen Copepoden. Am Beginne des Mitteldarms finden sich bei Crustaceen aller Ordnungen blindsackartige Ausbuchtungen vor. Sie entstehen als paarige, selten unpaare Coca. Unter den Copepoden sind sie nur in wenigen Gattungen vorhanden. Dagegen sind sie bei den Branchiopoden verbreiteter, bald als ein einfaches Paar kurzer Blindschläuche (Fig. 100. *h*) auftretend (Daphniden), bald reicher verästelt (Argulus, Iledessa), oder in grösserer Anzahl vom Darme ausgehend und am Ende in drüsige Bildungen differenzirt (Apus). Dieselbe Erscheinung der Umwandlung von genau an der-

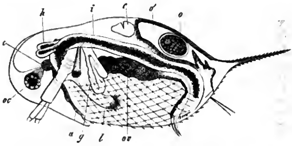
Fig. 99.



Fig. 99. Medianschnitt eines *Limulus*. *A* Kopfschild. *B* Abdomen *C* Schwanzstachel (dessen Ende nicht dargestellt ist). *o* Mund. *x* Speiseröhre. *v* Kaumagen. *i* Mitteldarm. *i'* Enddarm. *a* After. *hh* Einmündungen der Leberdrüsen. *c* Herz. *c'* Kopfarterie. *m* Muskeln. *gs* Oberes Schlundganglion (Gehirn). *gi* Bauchmark. *g'* Nervenstrang *p* Kaufusse. *p'* Deckplatte der Kiemen. *p''* Kiemen. (Nach VAN DER HOEVEN.)

selben Stelle gelagerten Darmblindsäcken in secretorische Apparate treffen wir bei den Malacostraken. Die niederen Abtheilungen derselben (Schizopoden) bieten jene Anhänge als einfache Blinddärme dar, meist zu mehreren Paaren geordnet. So treten sie auch bei den Phyllosomen auf, und haben hier die aus einem Blinddarmpaare hervorgehende allmähliche Verästelung erkennen lassen. Aus ihnen gehen bei den höheren Malacostraken entschieden drüsige Bildungen hervor, die wahrscheinlich als »Leber« fungiren. Daher sollen diese Darmanhänge bei den accessorischen Organen nochmals gewürdigt werden.

Fig. 100.



Der Enddarm bildet den kürzesten Abschnitt des Tractus intestinalis. Gewöhnlich erscheint er enger als der Mitteldarm, seltener in seiner Mitte erweitert, und nur bei wenigen sind an ihm blinddarmartige Anhänge beobachtet.

Die Function des Darmcanals beschränkt sich nicht bei allen Crustaceen auf die Verdauung. Bei einigen (Astacus, Limnadia, Daphnia) ist am Enddarme fast rhythmisch erfolgendes Aufnehmen und Ausstossen von Wasser beobachtet worden, so dass diesem Abschnitt noch eine respiratorische Thätigkeit zuzukommen scheint.

Bei manchen niederen Crustaceen erliegt der Darmcanal einer Rückbildung. Er schwindet bei den verkümmerten Männchen mancher parasitischen Copepoden, wie einiger Cirripedien. Bei den *Rhizocephalen* scheint mit dem Antritte der schmarotzenden Lebensweise der Ernährungsapparat durch höchst eigenthümliche Einrichtungen vertreten zu werden. Von einer der oberen Fläche des Kopfes entsprechenden Stelle, die in den Leib des Wirthes (einer Krabbe) eingesenkt ist, entspringen zahlreiche Röhrchen, welche zum Theil blind geendigt, zum Theil in netzartigen Durchflechtungen Anastomosen bildend, zum Darmcanal des Wirthes ihren Verlauf nehmen, und diesen auf weite Strecken umspinnen. Die endosmotisch in diese Röhren

Fig. 100. Organisation einer Daphnia. *a* Tastantenne. *ι* Gehirn. *oc* Auge. *i* Darmcanal (Mitteldarm). *h* Blindschläuche am Anfang desselben. *g* Schalendrüse. *c* Herz. *l* Oberlippe. *ov* Eierstock. *o* Ein Ei in dem zwischen Körper und Mantel gebildeten Brutraume *o'* befindlich. (Nach Leydig.)

übergehende ernährende Flüssigkeit wird durch sie dem Schmarotzer zugeführt, und sammelt sich in diesem in einem besonderen Behälter.

So wenig Eigenthümlichkeiten der immer enge Anfang des Munddarmes bietet, so verschiedenartig ist der als Kaumagen bezeichnete letzte Abschnitt gestaltet, für dessen Gerüste besondere Muskeln thätig sind. An der Seite des Kaumagens bildet sich bei Decapoden alljährlich vor der Häutung ein festes Concrement (Krebsstein), welches vorzugsweise aus kohlensaurem Kalk besteht. Die Bildungsstätte ist zwischen der Chitinschichte des Magens und der chitinogenen Zellenschichte. Zur Zeit der Bildung der »Krebssteine« heben sich beide Schichten von einander ab, und dazwischen entsteht zuerst ein homogenes Chitinscheibchen, welches durch Anlagerung neuer Schichten wächst, und allmählich von Kalk imprägnirt wird. Wie andere Chitingebilde, ist auch dieses von Porencanälen durchsetzt. Es trifft sich also hier dieselbe Erscheinung wie beim verkalkten Hautskelete der Crustaceen. (Vergl. Leydig, Histol. S. 336). Da bei der Häutung auch die Chitinauskleidung des Kaumagens abgestossen wird, so wird das unter dieser liegende Concrement frei, und liefert, im Darmcanale aufgelöst, das Material für die erste Verkalkung des nach der Häutung noch weichen Integumentes. — In einem Abschnitte des Darmcanales kommen bei Isopoden zahlreiche zottenförmige Verlängerungen vor. Cornalia und Panceri haben sie bei Gyge beschrieben. Ob dieser Abschnitt dem Chylusmagen entspricht, scheint mir unsicher, sowie auch die ihn umgebenden Drüsenmassen, die als Speicheldrüsen gedeutet wurden, ziemlich unbestimmter Natur sind. Eine andere Eigenthümlichkeit des Mitteldarms von Isopoden ist das bei Landasseln vorhandene Furchenpaar, welches an der ventralen Darmfläche bis über die Hälfte des Mitteldarms sich hinauserstreckt. Die Furchen umfassen eine mediane Leiste der Darmwand, die mit einem rundlichen Vorsprunge endet.

Die Blindsackbildungen des Mitteldarms der Crustaceen wiederholen als locale Erweiterungen eine gleichfalls den Würmern zukommende Einrichtung. Ihre Beschränkung auf nur einen Abschnitt und auf eine geringe Zahl entspricht der grösseren Centralisirung des Organismus der Arthropoden. In diesen den niederen Formen fast aller Abtheilungen zukommenden Blindsäcken liegt die erste Differenzirung für ein in den höheren Formen als »Drüse« erscheinendes Organ. Mit Beziehung hierauf können sie als »Anlagen« dieser Drüsen aufgefasst werden, wenn sie auch functionell vom Darm selbst noch nicht zu scheiden sind.

Bezüglich des Vorkommens der Blindsäcke ist zu erwähnen, dass unpaare nur in den unteren Ordnungen zu finden sind. Bei Sida unter den Daphniden, wie bei Pleuromma unter den Copepoden besteht ein median nach vorne gerichteter einfacher Blinddarm. Ausser diesem besitzen andere Copepoden (Temora) noch zwei seitliche; paralell verhalten sich manche Daphniden (Polyphemus). Der gebuchtete Mitteldarm mancher Sapphirinen deutet auf eine Wiederholung der Cöcalbildung, die bei einzelnen (S. pachygaster) im Vorkommen mehrerer getheilter Anhänge ausgeführt ist. (Vergl. Claus, Copepoden). Unter den parasitischen Copepoden ist diese Blinddarmbildung nicht minder verbreitet und kann sogar eine grosse Ausdehnung erreichen, z. B. bei Nicothoe.

Dass die Weiterentwickelung dieser Blinddärme bei niedern Crustaceen eine aus Anpassung hervorgegangene Einrichtung vorstellt, und keine grössere Bedeutung besitzt, lehren auch die Cirripedien, wo sie bald vorkommen (8 Blinddärme besitzt Balanus), bald fehlen (bei Chthamalus, Coronula, Tubicinella etc.). — Unter den Phyllopoden bieten Artemia und Branchipus zwei mehrfach ausgebuchtete Anhänge dar, dieselben, die bei den Argulinen in reicher Verzweigung den Kopfschild durchziehen, und bei Limnadia am Ende vielfach getheilt in Drüsenläppchen auslaufen. Bei Apus endlich sind diese beiden weiten Blindsäcke nach vorne gerichtet und in eine Reihe (7) enger Canäle fortgesetzt, die sämmtlich traubige Drüsenläppchen tragen. So erscheinen die

beiden Blindsäcke und ihre Verästelungen als Ausführwege eines Drüsenapparates, der aus ihren Endigungen hervorging. Von der einfachen Ausstülpung der Darmwand bis zur reichgelappten Drüse bietet sich bei den Phyllopoden eine Reihe von Uebergängen dar. Die jederseits vereinigten Ausführgänge dieser Drüse bewahren aber noch ihren ursprünglichen Charakter in ihrer Weite, welche sie auch da noch als dem Darme zugehörige Räume unterscheiden lässt.

Dieselben Blinddärme kehren in diesen Beziehungen zu einem Drüsenapparate bei den Malacostraken wieder. Vier paar Blinddärme besitzt Mysis (zwei kleinere vordere und zwei grössere hintere) (Van Beneden) und bei den höheren Decapoden bilden sich gleichfalls solche Blinddärme, die jedoch nur bei den Phyllosomen — wenn diese nicht blosse Larven von Palinurus sind — unter fortschreitender Verästelung ihre ursprüngliche Beziehung zum Darm behalten, indess sie bei den übrigen in ein weiter unten zu besprechendes Organ sich umwandeln. (Vergl. § 131). Das Epithel am Mitteldarm vieler niedern Crustaceen, besonders von Copepoden, besitzt eine drüsige Beschaffenheit; die Zellen sind nicht selten durch Färbungen ausgezeichnet und enthalten Fettkügelchen. Man hat sie als Ersatz für die fehlende Leber gedeutet. Auch noch in anderer Weise finden sich hier Differenzirungen der Epithelschichte.

Bei manchen Copepoden findet sich in der Wand des Endes vom Mitteldarm eine Schichte von Zellen, die durch feste Concremente ausgezeichnet sind. Letztere lassen durch ihr Verhalten gegen Säuren und Alkalien vermuthen, dass sie Harnausscheidungen vorstellen. Diese Harnzellen nehmen bei den Larven eine besondere Ausbuchtung der Darmwand ein (Leydig), so dass dadurch ein erster Schritt zur Differenzirung eines gesonderten Organes zu geschehen scheint. Bei anderen (Cyclopsine castor) scheint dieses Verhältniss bestehen zu bleiben, indem auch an ausgewachsenen Thieren ein Abschnitt des Mitteldarms mit jenen concrementhaltigen Zellen ausgekleidet ist, die nur als Ausscheide-Organe gedeutet werden können (Leydig, Daphniden. S. 27).

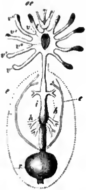
Die durch den Parasitismus herbeigeführten Eigenthümlichkeiten des Ernährungsapparates der *Rhizocephalen* sind noch nicht aufgeklärt. Es erhebt sich die Frage, ob die verästelten »Wurzeln« mit den Fortsätzen der Lernaeoceren verglichen werden dürfen, oder ganz andere Bildungen sind. Vgl. unten § 139. Anmerk. Die erste Darstellung des Verhaltens geben Wright und Anderson. New. Philos. Journal VII. S. 312, genauere Beschreibung durch Fr. Müller, Arch. Nat. XXVIII. S. 1.

§ 128.

Das Darmrohr der *Arachniden* schliesst sich in der Differenzirung seiner einzelnen Abschnitte im Allgemeinen an jenes der Krustenthiere an, indem es mit Ausnahme rückgebildeter Formen eine reichere Gliederung aufweist. Der enge Munddarm (Fig. 101. *oe*) führt in einen meist langgestreckten Mitteldarm, dessen vorderster Abschnitt (*v*) in seitliche Blindsäcke ausstrahlt. Sie sollen bei den Phryniden und Scorpionen fehlen. Bei den Araneen erstrecken sie sich zu fünf Paaren (*v'*) nach der Basis der Beine und Taster. Vier Paare, davon die beiden letzten gabelig getheilt, laufen bei den Galeoden bis in die Gliedmaassen (Füsse, Scheerenfühler und Palpen) und bei den Pycnogoniden (Fig. 102. *b*) erstrecken sie sich sogar fast durch die ganze Länge der Gliedmaassen hindurch. Der Binnenraum des Magens erhält durch diese Anhänge eine ansehnliche Vergrösserung. Durch die Verbindung der beiden

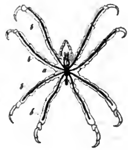
vordersten Blinddärmchen unter einander bildet der Magen der Spinnen die Form eines Ringes, in dessen hintern Bogenabschnitt der Munddarm (Oesophagus) sich einfügt. Dieselben Blindsäcke treffen sich bei den Milben auf den Körper beschränkt, meist sind es deren acht, doch wird eine Minderung der Zahl häufig durch Verästelung der Cöca compensirt. Eine viel grössere Anzahl besitzen die Opilioniden (gegen 30). Sie finden sich hier in mehreren Reihen geordnet, in denen ein mittleres Paar noch secundäre Anhänge trägt.

Fig. 101.



Der dem Magen folgende Abschnitt des Mitteldarms ist je nach der Länge des Körpers gestreckter oder kürzer, er erweitert sich im ersteren Falle meist gegen sein Ende zu und wird durch eine Einschnürung von dem fast immer erweiterten Enddarme (dem sogenannten Rectum) abgesetzt. Letzterer ist von ansehnlicher Länge bei den Scorpionen, kürzer bei Galeodes, wo er einen Blindsack trägt. Auch bei den Araneen ist der Enddarm (Fig. 101. r) von ansehnlicher Weite, desgleichen bei den Milben. Bei den Linguatuliden endlich ist sowohl die der langgestreckten Körperform angepasste Länge des Darmrohrs, dessen grösster Theil vom Mitteldarm gebildet wird, als auch der Mangel seitlicher Ausstülpungen als Eigenthümlichkeit hervorzuheben.

Fig. 102.



Die *Myriopoden* bieten in der Einrichtung ihres Verdauungsapparates einfache Verhältnisse dar. Der meist kurze Munddarm führt in ein langes, gerade verlaufendes Darmstück, das als Magen fungirt; es entspricht dem Mitteldarm der Crustaceen. Aus ihm geht der gleichfalls gerade verlaufende kürzere Enddarm hervor, der meist eine Erweiterung aufweist. Durch den Besitz einer vom Mitteldarm gebildeten Schlinge ist Glomeris ausgezeichnet, welche darin wie auch durch andere Eigenthümlichkeiten an die Insecten sich anschliesst.

Der enge Munddarm der Araneen zeigt im Innern eine rinnenförmige Leiste, die von einer Verdickung der Chitinhaut gebildet wird. Die Magenblindsäcke bieten bezüglich der Ausdehnung sehr variable Zustände dar. Bei Mygale sind die hinteren wieder verästelt, und werden sogar als anastomosirend angegeben. Auch an den beiden hinteren

Fig. 101. Verdauungsorgane einer *Spinne*. *oe* Oesophagus. *c* Obere Schlundganglien (Gehirn). *v* Magen. *v'* Seitliche Fortsätze desselben. *v''* Nach oben gerichtete Anhänge. *i* Mitteldarm. *r* Cloakenartig erweitertes Endstück des Darms. *h h* Einmündungen der Leber in den Darm. *e* Harncanäle. (Nach Dugès.)

Fig. 102. Verdauungsorgane von *Ammothoe pycnogonoides*. *a* Magen. *b b* Blindsäcke. (Nach Quatrefages.)

Blindsäcken der Galeoden kommen Seitenzweige vor. Dass den Scorpionen die seitlichen Blindsäcke nicht ganz fehlen, wird mir aus NEWPORT's Angaben wahrscheinlich. Derselbe gibt eine Darstellung von zwei am Anfange des Mitteldarms liegenden Anhängen, welche genau die Stelle einnehmen, wo bei andern Arachniden die Cöcalbildung statthat. (Phil. Trans. 1843. Pl. 15. Fig. 39). Die Blindsäcke zeigen unter den Milben viele Verschiedenheiten in Form, Grösse, Zahl. Manchen fehlen sie ganz (Listrophorus) und damit tritt der Darm auf die niederste Stufe zurück. Die geringe Entwickelung des Enddarms, von dem nur der letzte häufig als »Cloake« bezeichnete Abschnitt besteht, zeichnet sie ebenso aus. Damit stimmen auch die *Tardigraden* überein, bei denen der einfache Mitteldarm gleichfalls den Hauptabschnitt bildet. Ein dem Munddarme zugehöriger starkmuskulöser Schlundkopf bildet einen »Kaumagen« und erinnert damit an Verhältnisse der Crustaceen.

§ 129.

Die Zustände des Darmcanals der *Insecten* können wir von den einfacheren Verhältnissen des Tracts der Arthropoden im Allgemeinen ableiten. Im Specielleren bietet er eine nähere Verwandtschaft mit dem Darm der *Myriapoden*. Die ausserordentliche Mannichfaltigkeit in den Formverhältnissen der einzelnen Abschnitte lässt sich hierdurch zwar einer morphologischen Reduction unterziehen, da aber in der Untersuchung der Verrichtungen der einzelnen Abschnitte, ihrer Erweiterungen oder Anhangsbildungen und der Beziehungen dieser einzelnen Differenzirungen zu den drei primitiven Darmabschnitten kaum die ersten Anfänge gemacht sind, so bleibt die Herstellung einer einheitlichen Anschauung für diese Bildungen ein Desiderat. — Von bedeutendstem Einflusse auf die allgemeine Gestaltung des Darmcanals erscheint auch hier die Lebensweise, und es ist, wie auch sonst noch vielfach im Thierreiche, bei den Pflanzenfressern häufig eine grössere Länge des Darmrohrs vorhanden, als bei jenen, die von animalischen Stoffen sich nähren. Ein anderes, in Betracht kommendes Moment bietet noch die Beschaffenheit der Nahrungsstoffe, und wir treffen demnach einfachere Darmbildungen bei solchen Insecten, die von Flüssigkeiten sich nähren, während bei den feste Substanzen verzehrenden eine grössere Complication sich zeigt. Diese Verhältnisse treten am auffallendsten bei der Vergleichung des Darmrohrs von Insectenlarven mit jenem ausgebildeter Insecten hervor, wir sehen z. B. eine Raupe mit einem weiten, den Körper gerade durchziehenden Darmrohr ausgestattet, und finden diese Einrichtung der ungeheuern Masse täglich verzehrten Materiales angepasst, während der nur wenig und flüssige Nahrung aufnehmende Falter ein zwar längeres, aber um vieles schmächtigeres Darmrohr besitzt.

Ausserdem beruht die Verschiedenheit des Darmes des ausgebildeten Insects zum Darme seiner Larve in einer Aenderung der Verhältnisse der einzelnen Darmabschnitte. Während der Mitteldarm im Larvenzustande in der Regel der mächtigste Abschnitt ist, tritt er allmählich zurück, und in demselben Maasse gewinnt der Enddarm an Länge. Dabei ändert sich der gerade Verlauf des Darmrohrs. Das Längerwerden der einzelnen Abschnitte ruft Krümmungen des die Länge der Leibeshöhle übertreffenden Darmrohrs her-

vor, die bis zu vielfachen Windungen führen können. Diese treffen auf Mittel- und Enddarm, indess der Munddarm am beständigsten den ursprünglichen Verlauf behält.

Mit diesen Differenzirungen verbinden sich neue an den einzelnen Abschnitten und diese verwischen häufig die Grenzen. Es sind nicht mehr die Durchmesserverhältnisse, durch welche die drei Haupttheile sich leicht unterscheiden lassen, vielmehr müssen andere Merkmale gesucht werden. So zeichnet sich der Mitteldarm vom Munddarm durch seinen Drüsenbesatz aus, und wo letzterer Anhänge oder Ausbuchtungen zeigt, dienen sie zur Aufnahme und zur fernern Zerkleinerung der Nahrung, im letzteren Falle die Bildung eines Kaumagens, wie er schon bei Krustenthieren bestand, in anderer Weise wiederholend. Die Scheidung des Enddarms vom Mitteldarm kann durch die Ausmündung der als Malpighi'sche Gefässe bekannten Drüsenorgane festgestellt werden, die bei den Arachniden und Myriapoden eine feste Beziehung zum Enddarme aufweisen und diese ebenso bei den Larven der Insecten besitzen. Man wird also den ganzen Abschnitt des Tracts von der Einmündung dieser Drüsen an als Enddarm bezeichnen. Den einfachsten, von der Larvenform sich am wenigsten entfernenden Zustand bietet der Darm der meisten Pseudo-Neuropteren dar, von denen nur einige (Panorpa) eine Erweiterung am Ende des Munddarmes als Kaumagen besitzen. Ein solcher (Fig. 103. *A v*) zeichnet auch die Orthopteren aus und trägt auf seiner Innenfläche Längsreihen von festen Chitinplatten. Ein Kaumagen ist auch bei Coleopteren (Carabiden, Cicindelen, Dytisciden etc.) verbreitet, mit Borsten und leistenartigen Vorsprüngen besetzt. Auch manche Hymenopteren (Formica, Cynips) besitzen ihn, ja sogar Larven von Dipteren. Eine andere Differenzirung des bei manchen (Hemipteren) überaus kurzen Munddarmes besteht in einer Erweiterung desselben, die bald allseitig, bald nur einseitig vorkommt. Sie dient bei einer Betheiligung der ganzen Circumferenz des Oesophagus als Kropf (Ingluvies) (*i*), der sich bei vielen Käfern und bei Orthopteren vorfindet. Bei Gryllotalpa ist er vom Oesophagus abgeschnürt. Diese Ausstülpung des Munddarmes trifft sich bei Hymenoptern (Wespen, Bienen) verbreitet, fungirt aber hier als ein Saugapparat und leitet damit zu einer andern Bildung über, die sich bei Insecten mit saugenden Mundtheilen

Fig. 103.

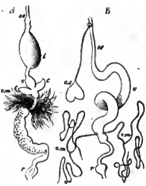


Fig. 103. *A* Verdauungscanal der *Feldgrille*, *B* einer *Fliege*. *oe* Oesophagus. *i* Kropfartige Anschwellung desselben. *v* Magen. *c* Anhänge desselben. *r* Enddarm. *vm* Malpighi'sche Canäle.

vorfindet und als Saugmagen (Fig. 103. *B vs*) bezeichnet wird. Derselbe stellt einen dem Verlaufe oder dem Ende des Munddarmes angefügten blasenförmigen, dünnwandigen Anhang vor, der bei Lepidoptern unmittelbar, bei Dipteren mittelst eines kürzeren oder längeren Stieles ausmündet. Auch bei den Hymenopteren trifft sich die Bildung eines selbständigen gestielten Saugmagens (Crabro). Den Hemipteren fehlt dieser Saugmagen als gesonderte Bildung, und scheint (bei den Wanzen) durch eine oft mehrfach ausgebuchtete Erweiterung des Munddarms, vertreten zu sein.

Der Mitteldarm, der in seinem vielfachen Verhalten auch als »Chylusmagen« bezeichnet wird, bietet nicht minder mannichfaltige Zustände. Bei vielen Käfern ist er in seiner ganzen Länge oder auch an einzelnen Abschnitten mit kurzen Schläuchen besetzt, die man gewöhnlich als »Drüsen« bezeichnet. Es ist wahrscheinlich, dass der ganze Mitteldarm bei manchen Insecten nur die Aufsaugung vermittelt, so dass der Zellenbeleg seiner Wandung wie der davon ausgehenden Blindschläuche keine secretorischen Eigenschaften besitzt. An seinem Anfange treffen sich zuweilen blindsackartige Ausstülpungen, besonders bei Orthopteren verbreitet, auch bei einzelnen Familien der Dipteren. Bei den letzteren ist er meist in Windungen gelegt (Fig. 103. *B v*). Dasselbe zeigt sich an dem langen Mitteldarm einiger Käfer (z. B. Melolontha), der Bienen und Wespen unter den Hymenopteren und vieler Hemipteren. Bei diesen zerfällt er in mehrere verschieden getrennte Abschnitte, von welchen der letzte bei einigen Wanzen (Pentatomiden, Coreiden) mit mehreren (2—4) Drüsenreihen besetzt ist.

Der Enddarm bildet bei den Insecten mit gerade verlaufendem Darme den kürzesten Theil desselben. Er zeigt sehr häufig eine Trennung in zwei Abschnitte, von denen der zweite erweitert ist und »Rectum« benannt wurde (Fig. 103. *A B r*). Bei Käfern (z. B. Dytiscus) erscheint der engere Vordertheil des Enddarmes von beträchtlicher Länge, auch bei manchen Orthopteren, wo sich eine grössere Anzahl von verschieden weiten Abschnitten wahrnehmen lässt, am längsten endlich ist er bei den Cicaden, bei allen diesen in Windungen gelegt.

Das erweiterte Endstück dieses Darmtheiles wird bei einer grossen Anzahl von Insecten durch papillenartig nach innen vorspringende Wülste ausgezeichnet, in denen reiche Tracheenverästelungen stattfinden. Bei den im Wasser lebenden Larven gewisser Insecten (Libellen) bietet derselbe Abschnitt zahlreiche in Längsreihen geordnete Blätter mit dichten Tracheenzweigen ausgestattet. Diese Lamellen fungiren bei dem durch Oeffnen und Schliessen des Afters erfolgenden Ein- und Ausströmen von Wasser als ein Athemapparat. Da zwischen diesen Tracheenkiemen und dem papillenartigen Vorsprunge des Enddarmes mehrfache Uebergangsformen (bei Phryganeenlarven) vorkommen, begründet sich die von Leydig geäusserte Meinung, dass hier homologe Bildungen zu erkennen seien. Somit verweisen uns diese Einrichtungen zur Annahme des frühern Bestehens gleicher Larvenzustände auch für solche Insecten, die gegenwärtig gar keine Beziehungen zu einer Lebensweise im Wasser zu besitzen scheinen.

Der oben angeführte, durch geraden Verlauf und grössere Einfachheit der Abschnitte sich ausdrückende niedere Zustand des Darmcanals der Insectenlarven ist bei manchen (den kopflosen Larven der Dipteren, sowie bei den Familien der Sciariden und Mycetophylen) auf ein sehr frühes Entwickelungsstadium beschränkt, und bei den genannten Larven zeigt der Darm nicht nur eine beträchtliche, Windungen bedingende Länge, sondern er besitzt auch einen Saugmagen und Blinddarm am Anfange des Mitteldarms. Der spätere Zustand des Darms ist im Vergleiche zu diesem früheren vielmehr als eine Reduction zu betrachten, was aus der sehr verschiedenartigen Function des Darms in beiden Lebensperioden zu erklären ist.

Andere Eigenthümlichkeiten des Darmcanals von Insectenlarven bestehen darin, dass der Mitteldarm keine Communication mit dem Enddarm besitzt, sondern blind endigt. Dies zeigen die Larven der Bienen und Wespen, wo es bereits Dutrochet kannte (Journal de physique T. 86), ferner ist es bei der Hornisse (Grube, A. A. 1849), bei Ichneumonen und den pupiparen Dipteren nach Leuckart, und auch bei den Strepsipteren (v. Siebold) der Fall. Bei der Larve des Ameisenlöwen (Myrmeleo) besteht das gleiche Verhalten, der Enddarm ist dabei in eine andere Function gezogen, indem er in einen Spinnapparat umgewandelt ist und mit einem feinen Röhrchen ausmündet (Leydig, A. A. 1855. S. 448). Indem durch den Mangel der Communication des Enddarms mit dem Mitteldarm ersterer keine Beziehungen zur Ernährung besitzt, fungirt er nur als Ausleiteapparat der in ihn einmündenden Malpighi'schen Gefässe.

Auch der Eingang zum Darm zeigt (unter der die Mundorgane berührenden Modification) bei manchen Insectenlarven Besonderheiten. Den Larven der Dytisciden, der Myrmeleonten und der Hemerobiden fehlt die Mundöffnung, dagegen sind die beiden grossen Maxillen an der Spitze mit einer Oeffnung versehen, welche in einen zum Oesophagus tretenden Canal führt. Die Nahrungsstoffe werden so durch die in die ergriffene Beute eingeschlagenen Maxillen dem Darme zugeführt (Rösel, Insectenbelustigungen III).

Der Saugmagen der Insecten lässt sich ganz allmählich von der Bildung einer einfachen Erweiterung des Munddarmes ableiten. Bei Hymenopteren erscheint er häufig (bei Bienen, Wespen etc.), wie der als Jugluvies bezeichnete Abschnitt anderer Insecten. Auch dient er wie dieser als Behälter für die aufgenommene Flüssigkeit. Doppelt ist er bei Chrysis, bei Lepidopteren kommt er paarig vor (z. B. Zygaena) und bei den Dipteren ist der langgestielte Saugmagen zuweilen herzförmig getheilt. An der Verbindung des Stiels mit dem Oesophagus liegt eine scheibenförmige musculöse Platte (Sangplatte). Den eigentlich verdauenden Abschnitt des Darmrohrs bildet der Mitteldarm (Chylusmagen, Chylusdarm) mit seinen Anhängen; die letzteren sind theils stärkere Ausbuchtungen, wie sie zu zweien bei Gryllotalpa, Acheta, Locusta, zu sechs bei den Acrididen vorkommen und hier sowohl nach vorne als nach hinten in zipfelförmige Verlängerungen ausgezogen sind, theils sind es schlankere Anhänge, wie die acht Blindschläuche von Mantis und Blatta. Bei Forficula und Phasma fehlen sie. Unter den Pseudo-Neuropteren besitzen sie die Perliden (4—8), in einem Kranze am Anfange des Mitteldarms. Die Drüsenschichte setzt sich in diese Anhänge fort. Sie besteht, wenn nicht besondere nach aussen vortretende Gebilde verstellend, aus einer continuirlichen Schichte von Zellen, die durch ihre Grösse ausgezeichnet sind, und zuweilen eine eigenthümliche Gruppirung zeigen. Die den übrigen Darm auskleidende zarte Chitinschichte fehlt dem Chylusdarm, dagegen zeigen die Zellen an ihrer Oberfläche häufig einen verdickten, von senkrechten Streifen durchsetzten, Saum (nach Leydig Porencanäle).

Durch die Untersuchungen Weismann's an der Larve von Corethra plumicornis hat sich ergeben, dass die eigentliche Verdauung nicht im Mitteldarm, sondern in einer als Pharynx bezeichneten Abtheilung des Munddarms vor sich geht. Da dieser Abschnitt,

wie bereits LEYDIG nachwies, gar keine Secretionszellen besitzt, sondern nur aus einer starken Lage von Ringmuskeln und einer derben Chitinmembran besteht, so kann die verdauende Flüssigkeit nicht von diesem Abschnitte geliefert werden. Man wird ihre Bildungsstätte vielmehr in den am Anfange des Munddarmes ausmündenden Drüsen, den sogenannten Speicheldrüsen suchen müssen. Mit den aufgenommenen Nahrungsstoffen mischt sich also sofort eine die Lösung und chemische Veränderung hervorrufende Flüssigkeit, und die Verdauung beginnt hier wie auch bei den Muscidenlarven sehr weit vorne im Darme, im Kropf oder im Saugmagen. In wie weit bei andern Insecten diese Function der Speicheldrüsen, und die damit verbundene Aenderung des Ortes der Verdauung stattfindet, bleibt noch festzustellen. Schwerlich ist letzteres ganz allgemein, und es kann dem Mitteldarm ein Einfluss auf den Verdauungsprocess noch nicht abgesprochen werden.

Die zuweilen bedeutende Länge des Enddarms lässt schliessen, dass auch diesem Theile eine wichtige Rolle zukommt, wie denn auch hier die häufig bestehende Meinung, dass dieselbe Function dem gleichnamigen Organe überall zukommen müsse, zurückzuweisen ist. Der lange Enddarm bietet bei den Cicaden ein eigenthümliches Verhalten dar. Indem er nach vorne gegen den Anfang des Mitteldarms schlingenförmig umbiegt, legt er sich en die Wandung des letzteren an, und wird hier bald nur oberflächlich festgeheftet, bald von der Muskelschichte desselben umfasst, so dass es den Anschein hat, als ob er in den Chylusdarm einmünde. Auch die Malpighi'schen Gefässe machen diesen eigenthümlichen Verlauf mit, der bald nur eine kurze Strecke (Aphrophora), bald eine längere betrifft. Ein ähnliches Verhalten findet sich unter den Schildläusen bei Dorthesia, und bei den Psylloden ist die Verbindung der sich kreuzenden Darmtheile sogar auf einer längeren Strecke vorhanden. — Die in der Erweiterung des Enddarmes bei fast allen Insecten verbandenen papillenartigen Vorsprünge (Boutons charnus L. DUFOUR) fehlen den Larven, oder sind bei Larven der Libellen durch die Tracheenkiemenblätter des Enddarms ersetzt. Dies späte Auftreten macht es wahrscheinlich, dass sie Organe repräsentiren, die nur innerhalb der Insecten eine Verbreitung besitzen, d. h. dass sie erst nach der Abzweigung der Insecten vom Arthropodenstamme entstanden sind. Wie die homologen Gebilde bei Libellenlarven bezeugen, deuten die Organe auf die Abstammung der Insecten von einer Form, deren Larven im Wasser lebten und jene Athmung besassen. Reiche Tracheenverästelungen finden sich in Allen. Ihre Gestalt ist bald rundlich, bald länglich, oder auch konisch. Ihre Anordnung ist zu vier oder sechs in einer Querreihe oder sie sind hinter einander gelagert. Am zahlreichsten treffen sie sich bei manchen Käfern und bei Lepidoptern, deren manche gegen hundert dieser Organe besitzen. (Vergl. v. SIEBOLD, Vergl. Anat. S. 594, ferner LEYDIG, Histologie. S. 337).

Ueber den Darmcanal der Insecten handeln RAMDOHR, Abhandl. über die Verdauungswerkzeuge der Insecten. Halle 1811. SUCKOW, Heusingers Zeitschr. f. org. Phys. III. S. 1. MARCEL DE SERRES, Ann. de Mus. XX. S. 48. Ueber den Darm von Blatta: BASCH, W. S. XXXIII. S. 234. Die Veränderungen des Darmcanals bei der Metamorphose der Schmetterlinge ist von HEROLD (Entwickelungsgesch. der Schmetterlinge. Cassel und Marburg 1815), bei Pieris brassicae, von NEWPORT (op. cit.) bei Sphinx ligustri beschrieben.

Anhangsorgane des Darmcanals.

1) Anhangsorgane des Munddarms.

§ 130.

Mit dem Darmcanale der Arthropoden verbinden sich Drüsenorgane, die verschiedenen Abschnitten angefügt sind. Die in den Munddarm führenden

werden als **Speicheldrüsen** bezeichnet. Bei den *Crustaceen* sind nur wenige Bildungen vorhanden, die hierher bezogen werden können. Einzellige in der Nähe des Mundes liegende Drüsen sind bei den niederen Krustenthieren (Copepoden, Daphniden) als Speichelorgane gedeutet. Von den übrigen sind solche Organe nicht mit Sicherheit bekannt geworden. Dagegen finden wir sie in grosser Verbreitung bei den luftathmenden Arthropoden, wo sie zugleich differente Functionen besitzen können. Unter den *Arachniden* bieten die Scorpione zwei paar gelappte Drüsen, die, seitlichen Erweiterungen des Darmes aufliegend, in den Oesophagus einmünden. Bei den Galeoden stellen sich zwei zum Theile knäuelförmige gewundene Schläuche dar, und bei den Araneen wird gleichfalls einer den Schlund umgebenden Drüsenmasse gedacht, doch scheint hier zweifelhaft, ob nicht die an der Spitze der Kieferfühler ausmündenden Giftdrüsen modificirte Speicheldrüsen vorstellen. Sehr entwickelt sind die Speicheldrüsen bei den Milben, die deren mehrere verschieden gebaute Paare besitzen, und ihr Secret wahrscheinlich theilweise als Giftstoff verwenden.

Bei den *Myriapoden* sind einfache schlauchförmige (Julus) oder gelappte (Lithobius), sogar traubig verästelte Drüsen (Scolopendra) als Speicheldrüsen gedeutet, und bei den letzeren sogar zu mehreren (3 Paaren vorhanden.) Da sie jedoch nicht sämmtlich in den Darm, sondern in der Nähe des Mundes auf den Kiefertheilen ausmünden, dürfte ihre Auffassung eine andere sein.

In sehr mannichfaltiger Ausbildung sind die Speicheldrüsen bei den *Insecten* vorhanden, sowohl was Zahl, Form und feinere Structur betrifft. Es wird daher gewiss auch ihre Function eine sehr verschiedenartige sein müssen.

Nur Wenigen scheinen sie gänzlich zu fehlen wie bei den *Ephemeriden, Libellen* und *Aphiden*, oder sie sind nur gering entwickelt, was vorzüglich für die Myrmeleoniden und Sialiden gilt. Sie erscheinen bald als lange gewundene Röhren, bald als gelappte oder mannichfach verzweigte Gebilde, die häufig den Darmcanal eine Strecke weit begleiten. Häufig kommen zwei, nicht selten auch drei Paare von Speicheldrüsen vor, die in ihrem Baue sehr wechselnde Verhältnisse darbieten. Was die äusseren Formen und die Vertheilung derselben auf die verschiedenen Insectengruppen angeht, so erscheinen die Speicheldrüsen als ein Paar längerer Schläuche bei den Käfern, dann bei Fliegen und Schmetterlingen. Verästelte, traubenförmig gestaltete oder gelappte Formen herrschen in den Ordnungen der Hemipteren und Orthopteren vor, finden sich auch mehrfach bei Käfern. Wo mehrere Speicheldrüsenpaare vorhanden sind, wie bei den Hemipteren, treten zu den verästelten noch einfach schlauchförmige in einem oder in mehreren Paaren hinzu. —

Den Speicheldrüsen wird bei den *Crustaceen* der von LEYDIG bei Argulus beschriebene Drüsenapparat beigezählt werden dürfen, der in den Stechrüssel mündend wahrscheinlich als Giftorgan fungirt. Da wir, bei Insecten, bestimmt solche Organe kennen, deren in den Stechapparat entleertes Secret giftige Eigenschaften äussert, so können vorläufig alle derartigen Gebilde hieher bezogen werden, mag ihr Secret nun

giftige Eigenschaften besitzen oder nicht. Ist doch von fast allen jenen Drüsen, an deren Natur als Speicheldrüsen Niemand zweifelt, in functioneller Beziehung nicht viel mehr bekannt, als dass sie in den Munddarm führen. Welch' weites Gebiet hier noch gänzlich unbekannt ist, geht aus den WEISSMANN'schen Beobachtungen hervor, deren oben S. 409 gedacht wurde.

Ueber die Speicheldrüsen der Milben vergl. LEYDIG (von Ixodes), ferner PAGENSTECHER op. cit. — Bei den Tardigraden bestehen die Speicheldrüsen aus vier ovalen Schläuchen.

Bei den Insecten dehnt sich die Verschiedenheit der Zahl und Form der genannten Organe nicht nur auf die Ordnungen, sondern sogar auf die Familien aus. Sehr gross sind jene der Orthopteren, als verästelte, gelappte Drüsen lagern sie dem Kropf an, und treten jederseits zu einem gemeinsamen Ausführgang zusammen. Unter den Pseudoneuropteren sind sie bei Termes zwei längliche gleichfalls gelappte Schläuche. Eigenthümlich verhält sich Panorpa, deren Weibchen nur unansehnliche Drüsengruppen besitzt, die beim Männchen durch sechs grosse Schläuche repräsentirt werden. Die Verschiedenheit bei den Dipteren besteht fast nur in der grössern oder geringern Länge, sowie in der mehr oder minder bestimmten Abgrenzung des secernirenden Theils vom Ausführgang. Aehnlich auch bei den Schmetterlingen. Bei den Käfern sind sie zuweilen rudimentär, z. B. bei den Lamellicorniern, oder sie erscheinen als einfache Schläuche. Bei einigen Familien, z. B. den Cerambyciden besteht jede aus einem Büschel kurzer verästelter Schläuche. Von den Hemipteren besitzen die Wanzen meist zwei, einige auch drei Paar Speicheldrüsen. Ein Paar davon ist ansehnlicher, gelappt oder aus sehr mannichfaltig gestalteten Schläuchen zusammengesetzt. Von diesem entspringen häufig zwei Ausführgänge, deren einer zuweilen in geschlängeltem Verlauf eine Schlinge bildet. Das andere Drüsenpaar oder die beiden andern Paare verhalten sich in der Regel einfacher. Die Cicaden besitzen einen gleichfalls mehrdrüsigen Speichelapparat, von dem ein Theil dicht im Kopfe verborgen liegt.

Die Ausführwege der Speicheldrüsen bieten an einzelnen Stellen Erweiterungen der Speichelbehälter, welche auch zu selbständigen blasigen Anhängen der Ausführgänge sich entwickeln können. Solche Speichelbehälter finden sich bei Orthopteren, z. B. Mantis, Blatta, Ephippigera, auch bei Dipteren (Lucilia Caesar). Ueber den feineren Bau vergl. H. MECKEL, A. A. Ph. 1846. S. 25, ferner die Arbeiten LEYDIG's.

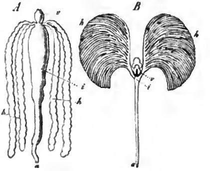
2) Anhangsorgane des Mitteldarms.

§ 131.

Eine andere Gruppe von Drüsenorganen mündet in den Mitteldarm aus. Man bezeichnet diese Drüsen als **Leber**. Zwei durch die Verbindungsstelle mit dem Darme verschiedene Organe müssen hier aus einander gehalten werden. Das eine davon verbindet sich mit dem vordersten Abschnitte. Bei Vorführung des Darmcanals der *Crustaceen* ergab sich, dass vom vordern Abschnitte des Mitteldarms gebildete Ausstülpungen einfache oder verästelte Schläuche vorstellten, welche bei reichlicherer Entwickelung allmählich in einen zusammengesetzten Drüsenapparat übergingen (vergl. § 127). Die Enden dieser Schläuche erscheinen als secretorische Organe, die Ausführgänge stellen sich häufig durch ihr weites Lumen als dem Darme zugehörige Räume vor. Das Organ hat sich also noch nicht vollständig vom Darme differenzirt. Die Branchiopoden, und unter diesen besonders die Phyllopoden, weisen diese Einrichtung auf, ein Theil davon besitzt jederseits einen einfachen oder verästelten Blindschlauch, bei einem anderen ist dieser in eine Leber übergegangen (Limnadia,

Apus), die vorwiegend im Kopfschilde ihre Ausbreitung nimmt. Aehnliche Organe besitzen die Cirripedien. Bei den Arthrostraken sind diese Blindschläuche (Fig. 104. *A. h*) lange, von vorn nach hinten verlaufende Organe, in verschiedener Anzahl, aber stets paarig vorkommend. Eine Verästelung macht sich nicht an ihnen geltend, diese wird compensirt durch die Ausdehnung in die Länge. Unter den Thorakostraken erscheinen sie jenen ähnlich noch bei manchen Schizopoden, bei den meisten dagegen, wie bei allen Decapoden, stellen sie ein Paar den Cephalothorax ausfüllende, in büschelförmige Gruppen vertheilte Drüsenmassen (Fig. 104. *B. h*) vor. Da sie bei den Larven der Decapoden als einfache Ausstülpungen der Drüsenwand erscheinen ist zweifellos, dass sie nur weiter entwickelte Stadien jener bei vielen Entomostraken einfacheren Schläuche sind.

Fig. 104.



Eine zweite Form dieser Leberorgane ist von der ersten durch grössere Anzahl der Einzeldrüsen und durch die weiter nach hinten verlegte Einmündung in den Mitteldarm unterschieden. Dass längs des Mitteldarms mehrfache auf einander folgende Ausbuchtungen bestehen können, wurde oben (für Copepoden) erwähnt. Darin ergibt sich die Anlage für die zweite Gruppe. Wir finden sie ausgebildet bei einzelnen Isopoden (Bopyrus), wo sie den ganzen Mitteldarm als paarweise angeordnete, verzweigte Drüsenbüschel besetzen. In geringerer Zahl bestehen sie bei den Pöcilopoden. Zwei Paar verästelte Drüsen (Fig. 99. *hh*), von denen das vorderste schon weit von der Stelle einmündet, in der die erste Form der Leberorgane sich dem Darme verbindet, besetzen den Darm. Aehnlich wie bei Bopyrus besteht auch bei den Stomapoden eine grössere Anzahl solcher Drüsenbüschel an der ganzen Länge des Mitteldarms.

Man muss annehmen, dass diese zweite Form nur eine Modification der ersten ist. Während die erste eine Concentration der genannten Drüsen in zwei Büschel vorstellt, würde die zweite eine Auflösung und Vertheilung ausdrücken. Da bei der zweiten Form jedoch niemals die bei der ersten die Drüsen tragende Stelle mit Drüsenbüscheln besetzt ist, möchte ich annehmen, dass hier zwei verschiedene Bildungen vorliegen. In einer gemeinsamen Stammform mögen beiderlei Organe vereinigt gewesen sein. Wir können uns hiefür den ganzen Mitteldarm mit Aussackungen besetzt denken, von wo aus zwei Reihen sich entwickeln, bei der einen kommt nur das vorderste

Fig. 104. Darmcanal und Leber von *Crustaceen*. *A* von *Oniscus*, *B* von *Phyllosoma*. *v* Kaumagen. *i* Chylusmagen. *a* After. *h* Leberschläuche.

Paar zur Ausbildung, bei der anderen bleibt das vorderste Paar unterdrückt und es entwickeln sich die hinteren in verschiedener Anzahl.

Beide Formen von Darmausstülpungen liegen auch den Darmanhängen der *Arachniden* zu Grunde. Die vorderen entwickeln sich jedoch nicht allgemein zu Drüsenorganen, sondern beharren als mehr oder minder weite Taschen und Schläuche, wie dieselben bereits als Magenblindsäcke des näheren geschildert sind. Nur bei den Opilioniden kommt denselben eine drüsige Bedeutung zu. Die Magensäcke sind zugleich als Leberorgane anzusehen. Bei den Scorpionen und Araneen münden in den hinteren Theil des Mitteldarms gesonderte Drüsenbüschel ein. Zwei bis drei Paar sind es bei den Araneen (Fig. 101. *h*), fünf Paare bei den Scorpionen.

Den *Myriapoden* wie den *Insecten* fehlen diese Anhänge des Mitteldarms. Vielleicht kann in den bei manchen vorhandenen Blindsäcken eine in andere Verwendung gezogene Umbildung der ersten Form dieser Anhänge gesehen werden.

Die bei den Arachniden bestehende Verbreitung der Mittel-Darmanhänge unterstützt die oben ausgesprochene Meinung von der morphologischen Verschiedenheit dieser Gebilde. Es lässt diese Auffassung sich noch dahin präcisiren, dass jener allgemeine Mitteldarmbesatz eine dem Urstamme der Arthropoden zukommende Einrichtung war, sich bei den Arachniden ganz, allerdings mit Trennung der Functionen des vorderen und hinteren Abschnittes, erhalten hat, bei den Crustaceen theilweise, entweder nur im vorderen oder nur im hinteren Abschnitte, gar nicht dagegen bei den Insecten und Myriapoden. Für die *Entomostraken* bedurfen die hieher gehörigen Organe keiner ausführlichen Beschreibung, da sie schon in ihrer Reihenentfaltung beim Darmrohre geschildert sind (S. 401). Bei den *Amphipoden* besitzt Gammarus zwei Paar lange Blindschläuche, die *Laemodipoden* (Cyamus und Caprella) nur ein einziges Paar. Die *Isopoden* bieten sie in verschiedener Zahl. Zwei bei den Scheerenasseln und bei Gyge, vier bestehen bei Oniscus, Asellus, Lygidium etc., sechs bei Idothea, Aega, Ligia. In Ausbuchtungen der Oberfläche bieten sie Andeutungen einer Verästelung dar. Diese Schläuche sind bei den Isopoden immer gefärbt, grün, gelb, braun, und zeigen in ihren Formelementen reichliche Fettröpfchen. Dies findet sich auch in der Decapodenleber, in welcher die einzelnen Schläuche zu Gruppen verschiedener Ordnung vereinigt sind. Mehr aus traubig vereinigten Acinis besteht die Leber von Crangon, Palaemon u. a. Die vielfachen Leberbüschel der *Bopyren* sind von Rathke (op. c.) beschrieben worden. Es ist eigenthümlich und bedarf noch der Aufklärung, dass diese Familie sich durch diese Einrichtung von den übrigen Isopoden, ja sogar von allen Arthrostraken entfernt.

Die Zahl der Leberbüschel bei den *Stomapoden* beläuft sich auf 10 Paare, deren Structur gleichfalls Läppchen nachweist, wogegen die Leberbüschel von Limulus aus Schläuchen bestehen. — Ueber die Leber der Krustenthiere handeln Schlemm, de hepate ac bile crustaceorum et molluscorum diss. Berol. 1844. Karsten, in N. Acta. A. L. XXI. S. 295. Auch J. Müller, de glandul. sec. structura. Die Lebermasse der *Arachniden* füllt einen grossen Theil des Abdomen aus, und setzt sich mit reichen Ramificationen zwischen die in demselben Raume gelagerten Organe (Geschlechtsdrüsen, Circulationsorgane) fort. An das Verhalten der Scorpione schliessen sich nach L. Dufour, die Galeoden an. Eine grosse Anzahl verästelter Drüsenschläuche sammelt sich in einer vordern und hintern Gruppe, und inserirt sich mit vielen einzelnen (gegen 18) Ausführgängen in den Mitteldarm. Es scheint uns aber noch zweifelhaft, ob diese Drüsen sämmtlich zusammengehören, zumal von Andern, wie von Kittary, diese auf 8 einzelne Gruppen vertheilt angegebenen Drüsen als Harnorgane angesprochen werden. Den Aca-

rinen, Pycnogoniden und Tardigraden fehlt eine gesonderte Leber. Bei einigen der ersteren wird sie durch Follikel dargestellt, welche den Darm und seine Ausbuchtungen besetzen (z. B. bei Thrombidium), oder sie wird nur durch einen bräunlichen Zellenbeleg der Darmcöca repräsentirt (Ixodes), wodurch ein engerer Anschluss der Milben an die Opilioniden stattfindet.

3) Anhangsorgane des Enddarms.

§ 132.

Eine dritte Abtheilung von Drüsenorganen ist mit dem Enddarme in Zusammenhang. Bei der meist nur geringen Länge dieses Abschnittes des Tracts werden jene Drüsen kaum noch Secrete liefern, die für die Verdauung oder Aufsaugung von Bedeutung sind. Ihr Secret wird sich mehr in die Reihe der Auswurfsstoffe stellen. Da auch der chemische Nachweis geliefert ist, dass diese Stoffe den Harnausscheidungen der Wirbelthiere an die Seite zu stellen sind, dürfen wir die bezüglichen Organe als Excretionsorgane oder Nieren bezeichnen. Damit soll aber ihren Beziehungen zu andern Functionen, die sie in einzelnen Fällen besitzen, kein Eintrag geschehen.

Bei den *Crustaceen* finden sich am Enddarme in einzelnen Fällen Blindsackbildungen vor, allein es ist keineswegs nachgewiesen, wie diese sich näher verhalten, so dass sowohl über ihre morphologische als functionelle Bedeutung kein sicheres Urtheil abgegeben werden kann. Dagegen sind bei den *Tracheaten* ganz allgemein die oben bezeichneten Organe in Verbreitung. Sie erscheinen als lange, einfache oder verzweigte Canäle, die oft vielfach gewunden oder schleifenförmig am Darmcanale aufgereiht sind, und in den letzten erweiterten Abschnitt des Darmcanals, immer hinter dem Mitteldarme, ausmünden. Sie werden nach ihrem ersten genauern Beobachter als Malpighi'sche Gefässe bezeichnet, mit Beziehung auf ihre Function werden sie Harncanäle benannt.

Unter den *Arachniden* sind sie bei den Scorpionen einfache, zwischen den Leberlappen verlaufende Canäle, von denen ein Paar Verästelungen besitzt. Sie münden hier in den Anfang des Enddarms. Vielfach verästelt und an den Enden zu einem Netze verbunden, sind die Harncanäle der *Araneen*, bei denen sie sich in zwei gemeinsame Ausführgänge (Fig. 101. *e*) vereinigen und mit diesen in den weiten Enddarm oder den davon ausgehenden Blindsack ausmünden. Zwei lange und vielfach gewundene Canäle stellen sie bei den Opilioniden vor, und ähnlich erscheinen sie bei den Milben, bei denen sie zuweilen auch verästelt sind.

Eine ebenfalls geringe Anzahl einfacher Harngefässe kommt bei den *Myriapoden* vor, nämlich ein Paar bei den *Juliden* und zwei Paare bei den *Scolopendern*. Sie schliessen sich nicht nur durch ihre Zahl und einfache Bildung, sondern auch durch ihre Anordnung am Darmcanale den entsprechenden Organen vieler Insectenlarven an.

Die grösste Mannichfaltigkeit in Zahl, Anordnung und specieller Bildung herrscht bei den Harngefässen der *Insecten*. Unter den *Thysanuren* fehlen sie allen Poduriden, sind dagegen bei Lepissma in der Vierzahl vorhanden. Die

Function der Harncanäle ist namentlich bei jenen *Insecten*, die eine vollkommene Verwandlung erleiden, während des Larvenzustandes eine gesteigerte, wie sich nicht allein aus der mächtigen Ausbildung dieser Organe, sondern auch aus der während des Puppenzustandes sich massenhaft im Enddarme ansammelnden Harnmenge ergibt. Diese Erscheinung entspricht also gerade jener Periode, in welcher mit der Anlage des vollkommenen Körpers die intensivste plastische Thätigkeit im Organismus sich zeigt. Dass die Function der Malpighi'schen Canäle der *Insecten* nicht ausschliesslich in der Harnabsonderung zu suchen ist, dass vielmehr eine ältere Annahme, die in ihnen galleabsondernde Organe erblickt, nicht ganz unberechtigt ist, ist durch Leydig nachgewiesen.

Es wurde nämlich bald bei einer bestimmten Anzahl unter den Malpighi'schen Gefässen Eines Insectes, bald bei einzelnen Abschnitten eines dieser Canäle eine nicht unbedeutende Verschiedenheit des Baues und auch der morphologischen Qualität des Secretes angetroffen, woraus Leydig den Schluss zieht, dass in gewissen Fällen eine bestimmte Zahl Malpighi'scher Gefässe, in andern Fällen bestimmte Abschnitte dieser Canäle mit einer besonderen Function betraut seien, die von der gewöhnlichen, in der Harnbereitung bestehenden, abwiche. Wenn nun daraus so viel hervorgeht, dass in den Malpighi'schen Gefässen zweierlei Secrete gebildet werden, so dürfte doch ein bestimmter Ausspruch vor einer genaueren Analyse noch zurückzuhalten sein.

Die Harncanäle geben sich meist durch ihre braungelbliche oder auch weissliche Färbung leicht zu erkennen, welches Colorit von den in den Zellen der Canalwand abgelagerten Stoffen herrührt und um so intensiver erscheint, je reichlicher die Secretion von Statten geht, und je mehr auch das Lumen der Canäle mit Secretmasse gefüllt ist. Was die Zahlenverhältnisse angeht, so kann Folgendes darüber bemerkt werden: Am verbreitesten finden sich vier, paarweise mit einander verbundene Harncanäle, sie sind bei den meisten Dipteren und Hemipteren vorhanden; sechs trifft man bei Schmetterlingen, bei vielen Netzflüglern, sowie bei manchen Pseudoneuropteren (Termiten) an; vier bis sechs sind bei den Käfern vorhanden; eine grosse Anzahl kurzer Harncanäle zeichnet die Hymenopteren aus, und es können bei diesen, sowie auch bei vielen Orthopteren Hunderte von Harncanälen getroffen werden. Verästelungen kommen im Ganzen selten vor; dagegen finden sich häufig schlingenförmige Verbindungen zwischen den Enden einzelner Harncanäle. Die Ausmündung findet an sehr verschiedenen Stellen des Darmes statt. Sehr weit nach vorne münden sie bei den Cicaden, Fliegen und Schmetterlingen. Auch bei den Hymenopteren ist die Mündung dicht hinter dem Magen. Am Ende des Darmcanals fügen sie bei verschiedenen wanzenartigen Insecten sich ein.

Die Malpighi'schen Gefässe sind bei den Larven in der Regel in derselben Zahl wie im vollkommenen Insecte vorhanden. Doch besitzen die Larven der Bienen und Wespen nur vier Harncanäle. Sie erleiden bezüglich des Volums und der Art der Einmündung mancherlei Veränderungen. Selten besitzen sie Ausbuchtungen oder kleine blind-

darmartige Anhänge wie beim Maikäfer oder bei manchen Raupen. Bei letzteren sind die Cöca vorübergehend, und schwinden während des Puppenzustandes.

Bezüglich der doppelten Bedeutung der Malpighi'schen Gefässe als galle- und harnabsondernder Organe, ist auch FABRE nach Beobachtungen an Larven von Grabwespen zu einem ähnlichen Ergebnisse wie LEYDIG gekommen (Ann. sc. nat. IV. VI). Aus der Verschiedenheit der secernirenden Zellen sowie ihres Inhaltes kann gewiss auf einen verschiedenen Werth der Organabschnitte geschlossen werden, jedoch ist immerhin möglich, dass beiderlei Secrete Ausscheidungen sind; das wird sich besonders da treffen, wo der Enddarm nur kurz ist. Bei langem Enddarm, wo also die durch die Malpighi'schen Gefässe entleerten Stoffe einen längeren Weg bis zum Austritte aus dem Körper zu passiren haben, wäre dagegen nicht unwahrscheinlich, dass mit den andern Functionen des bezüglichen Darmstückes, auch den in seinen Anfang mündenden Drüsenorganen eine andere Bedeutung zukommt.

Fettkörper.

§ 133.

Bei dem Darmcanale der *Arthropoden* muss auch des sogenannten »F e t t k ö r p e r s« Erwähnung geschehen. Mit der Entwickelung des Thieres aus dem Eie bleibt in vielen Fällen eine Anzahl von zelligem Bildungsmateriale, ohne in eine bestimmte Organbildung einzugehen, in der Leibeshöhle bestehen, und umgibt zunächst den Darmcanal als eine lockere Masse mehr oder minder zusammenhängender Zellen. Bald bleiben alle diese Zellen auf dem indifferenten Zustande, bilden Stränge oder Netze, indem sie unter einander Verbindungen eingehen, und stellen zusammen ein Gewebe vor, welches dem Bindegewebe der Arthropoden verwandt ist. In der Regel gehen jedoch in diesen Zellen weitere Differenzirungen vor sich. Es entstehen in ihnen Fetttröpfchen, welche entweder die Zellen gleichmässig ausfüllen, oder in grössere Tropfen zusammenfliessen. Zuweilen besitzt dieses Fett eine bunte (gelbe oder rothe) Färbung. Solche fettropfenhaltige Zellen sind bei *Krustenthieren* beobachtet, besonders bei Entomostraken, wo sie zuweilen im Verhältniss zur Körpergrösse des Thieres recht ansehnlich sind, und eine constante, regelmässige Vertheilung im Körper besitzen.

Am mächtigsten sind diese Fettablagerungen bei den *Insecten* entwickelt, wo der Fettkörper, namentlich in den Larvenzuständen, aus grossen mit Ausläufern unter einander verbundenen Zellen besteht, die einen grossen Theil der Leibeshöhle ausfüllen. Er bildet die Ablagerstätte von Material, welches während des Puppenstadiums zum Theile verbraucht wird, da es beim ausgebildeten Insecte spärlicher vorhanden ist. Die Art der Verbindung der Zellen ist sehr verschieden. Sie kann eine innige sein, so dass der Fettkörper Lamellen bildet, oder zusammenhängende Lappen, welche mit den Verzweigungen des Tracheensystemes in Verbindung stehen; oder die Verbindung der Zellen ist eine lose, und im äussersten Falle können die Zellen auch frei in der Leibeshöhle vorkommen.

Die Zellen des Fettkörpers der Tracheaten dienen ausser zur Ablagerung von Fett, noch zur A b l a g e r u n g von E x c r e t i o n s s t o f f e n, die sich

als harnsaure Salze bestimmen liessen. Diese bilden Concremente von krystallinischer Beschaffenheit, sowohl grössere an die Nierenconcremente der Mollusken erinnernde Kugeln, als kleine Körnchen. Diese sind unter den Arachniden bei Milben, ferner bei Myriapoden (Julus, Polydesmus, Glomeris) und sehr verbreitet bei Insecten getroffen worden. Auch bei Crustaceen scheint dieses Verhältniss nicht ganz zu fehlen, indem Aehnliches bei der Wasserassel beobachtet ward. Eine eigenthümliche Modification bietet der Fettkörper in den Leuchtorganen der Lampyriden. Diese werden aus Platten von Zellen gebildet, zu denen sowohl reichliche Tracheenverästelungen als auch Nervenverzweigungen gehen, und werden nach innen von andern nicht leuchtenden Zellen überlagert, die von reichlichen Harnconcrementen durchsetzt sind. Die oberflächliche Lagerung der Leuchtplatten gibt der Vermuthung Raum, dass sie mehr dem Hypoderm angehörem, so dass die ganze Einrichtung aus einer Vereinigung des letzteren mit dem eigentlichen Fettkörper sich zusammensetzt.)

Diese nach so mannichfaltigen Richtungen sich differenzirende Bildung erscheint in der Abtheilung der Arthropoden keineswegs zum ersten Male. Vielmehr haben wir in ihr nur eine Fortsetzung eines schon bei Anneliden vorhandenen Verhaltens zu erkennen, wo, (z. B. bei den Scoleinen) in der Leibeshöhle noch freie Zellen vorkommen, die bei der Abgeschlossenheit der Circulationsorgane nicht auf Formbestandtheile des Blutes bezogen werden können.

Ueber die Vertheilung der Fettkugeln im Fettkörpernetze von Copepoden (Hyalophyllum, Sapphirina) vergleiche man Häckel (Jenaische Zeitschr. I.), der zugleich ein Hohlraumsystem in dem Zellennetze nachwies, und mit der Ernährung in Beziehung brachte. Bei vielen anderen Crustaceen besteht der Fettkörper nur aus indifferenten Bindegewebszellen, ebenso auch bei Milben. — Ausser den Fettropfen finden sich nach Leydig noch krystallinische Plättchen einer eiweissartigen Substanz bei verschiedenen Arthropoden vor, so dass der Fettkörper »als ein Magazin der verschiedensten Substanzen und als ein Organ, in dem ein sehr lebhafter Stoffwechsel abläuft«, bezeichnet werden kann (A. A. Ph. 1855. S. 463. u. 1863. S. 192). Den Nachweis von Harnconcrementen lieferte Fabre (Ann. sc. nat. IV. vi. S. 168) bei Larven von Sphegiden, und bestätigte ihr Vorkommen auch bei Insectenlarven anderer Ordnungen. Leydig, bei Krätzmilben (Arch. Nat. 1859. S. 351), später für Myriapoden und viele Insecten (A. A. Ph. 1863.) Auch die Halteren der Dipteren sind eine Ablagerungsstätte jener Substanz.

Was die Leuchtorgane der Lampyriden angeht, so sind nach M. Schultze die beiden Leuchtplatten der männlichen Lampyris splendidula aus polyëdrischen Zellen gebildet. Die ventrale Schichte ist durscheinend, hell, sie allein ist die leuchtende. Die dorsale wird durch die Harnsäureconcremente (Körnchen von krystallinischer Structur) getrübt, und erscheint weiss und undurchsichtig. In diese dorsale Schichte treten von oben her grössere Tracheenstämmchen und Nervenästchen ein, durchsetzen sie zum grossen Theile, um an den ventralen Theil der Platte zu gelangen. Die Tracheenzweige laufen in auch anderwärts vorkommende verästelte Zellen aus, deren Fortsätze wahrscheinlich mit den Leuchtzellen in Verbindung stehen, sowie solches auch für die feinsten Nervenverästelungen anzunehmen sein wird (Arch. f. microscop. Anat. I.). — Ueber die Leuchtorgane anderer Insecten (Fulgoriden, Elateriden, liegen keine Untersuchungen vor).

Kreislauforgane.

§ 134.

Die durch den Darmcanal gebildete Ernährungsflüssigkeit der *Arthropoden* findet sich ursprünglich überall in der Leibeshöhle vertheilt. Selbst da, wo schon besondere Organe zur geregelten Fortbewegung dieser Flüssigkeit auftreten, bildet noch die ganze Leibeshöhle einen grossen Blutraum. Dadurch drückt sich eine Verschiedenheit von den Ringelwürmern aus, bei denen der Circulationsapparat nicht blos hoch entwickelt, sondern auch geschlossen war. Dagegen knüpft sich wieder eine Verbindung an durch die Lagerung des Haupttheiles des Circulationsapparates.

Wie wir bei den Ringelwürmern einen contractilen Dorsalgefässstamm theils in seiner ganzen Ausdehnung, theils nur auf eine gewisse Strecke hin als Herz fungiren sahen; so tritt uns auch hier ein contractiler Dorsalschlauch, als Centralorgan den Kreislauf bethätigend, entgegen. Wenn wir berücksichtigen, dass bei jenen Würmern auch manche andere Gefässstämme contractil und somit als Herzen thätig erscheinen, und dass da, wo der Rückenstamm ausschliesslich contractil ist, er im Uebrigen dennoch nicht wesentlich von den anderen Abschnitten des Gefässystems sich differenzirt hat, sowie auch sein Verlauf sich in der Regel ganz gleichmässig durch den Körper erstreckt: so müssen wir erkennen, dass das durch allgemeine Form und specielle Organisation vom übrigen Gefässapparate, wo solcher besteht, sich streng abscheidende Herz der *Arthropoden* als ein viel selbständigeres Organ aufgefasst werden muss. Es hat sich aus dem gesammten Gefässapparate als ein besonderer Theil differenzirt.

Das Herz ist das Gemeinsame des Gefässystems der Arthropoden, die übrigen Theile zeigen die grösste Verschiedenheit in der Ausbildung sowohl, als in der Anordnung. Die mit dem Herzen in Verbindung stehenden Gefässe leiten immer das Blut aus dem Herzen, sie sind Arterien. Von ihnen aus vertheilt sich das Blut durch den Körper. Diese arterielle Bahn bietet die zahlreichsten Differenzen. Bald ist sie hoch entfaltet, verzweigt sich an alle Organe und führt zuletzt in ein Capillarnetz über, das in die Organe eindringt, bald bestehen nur die Hauptstämme der Gefässbahn, bald endlich fehlen auch diese und das Blut wird nur durch das Rudiment eines Hauptgefässtammes sofort in die Leibeshöhle ergossen. Ebenso ungleichartig verhalten sich die zum Herzen rückführenden Wege. Sie entbehren stets der besonderen Wandungen, sind keine Gefässe in dem Sinne wie die Arterien sie vorstellen, sondern einfache Räume, Sinusse, zwischen den übrigen die Leibeshöhle einnehmenden Organen. Das nähere Verhalten dieser rückführenden Wege bietet zahlreiche Verschiedenheiten. Entweder sind es weite Räume (eigentlich die nicht von Organen eingenommenen Theile der gemeinsamen Leibeshöhle) oder es werden durch die Entwickelung von Bindesubstanz zwischen den Organen bestimmtere Bahnen abgegrenzt, die dann als zusammenhängende Blutsinusse gelten können. Durch die fernere Differen-

zirung der letzteren, in Folge bestimmterer Abgrenzung ihrer Oberflächen kommt es zur Bildung von regelmässig vertheilten Canälen, die sich von Venen wesentlich dadurch unterscheiden, dass sie nicht unmittelbar zum Herzen führen. Sie münden vielmehr in einen das Herz umgebenden Blutbehälter, der dann als der letzte Rest der ungeschlossenen Blutbahn erscheint. In allen Fällen gelangt das Blut in diese ungeschlossenen Bahnen; mag es nun aus venösen Canälen rückströmen, oder aus Capillaren hervortreten, mag es durch grössere Gefässe (Arterien) entleert werden, die unmittelbar aus dem Herzen entspringen. Im ersteren Falle repräsentirt der ungeschlossene Abschnitt der Blutbahn das Venensystem, in den beiden letzteren Capillaren und Venen zugleich. Complicationen und Unterabtheilungen dieser ungeschlossenen Bahnen werden durch die Localisirung der Athmungsfunction an bestimmte Theile des Körpers hervorgerufen. Der Eintritt des Blutes ins Herz geschieht durch spaltartige Oeffnungen des letzteren. Diese sind je nach der Länge des Herzschlauchs in verschiedener Zahl, in der Regel paarig, vorhanden, und lassen auch an diesem Organe eine der Gliederung des Körpers entsprechende Einrichtung wahrnehmen. Das Blut sammelt sich so in der Nähe des Herzens, häufig in einem besondern Hohlraum, dem Pericardialsinus, zu welchem die eben erwähnten Canäle leiten. Durch das Bestehen eines von der Leibeshöhle selbst gebildeten Abschnittes der Blutbahn, tritt das Blut in ein anderes Verhältniss zum Organismus, als es bei den Ringelwürmern mit ausgebildetem Gefässystem sich fand. Es ist ernährende Flüssigkeit im weiteren Sinne, Perivisceralflüssigkeit und Blut der Würmer in Einem. Die tiefere Stellung der Gefässapparate bedingt auch hier eine geringere Differenzirung. —

Die Blutflüssigkeit der *Arthropoden* ist in der Regel farblos; bei einigen *Insecten* erscheint sie grünlich oder roth gefärbt, was nur von der Färbung des Plasma herrührt, da die geformten Bestandtheile des Blutes ungefärbt sind. Sie werden durch einfache Zellen von sehr veränderlicher Form und Grösse dargestellt. Manchen (niedern Crustaceen) fehlen sie. Die Blutzellen der *Insecten* sind häufig durch ihren Reichthum an feinen Fettmolecülen ausgezeichnet, dürfen jedoch mit den oftmals gleichfalls freien Zellen des Fettkörpers nicht verwechselt werden. —

Die weniger ausgebildete Form der Kreislauforgane trifft auf die Tracheaten, die differenzirtere dagegen kommt bei den Crustaceen vor. Man könnte hieraus schliessen wollen, dass die letztere als eine Art Urform der Circulationsorgane gelten könne, die bei den Tracheaten rückgebildet sei, und dass durch jene Urform eine Verbindung mit dem vollkommenen Kreislaufsapparate der Ringelwürmer sich herstelle. Diese Folgerung ist unzulässig. Erstlich ist jenes complicirtere Circulationssystem der Krebse (Decapoden) kein primitives, es wird erst im Laufe der Entwickelung erworben, und den Larven kommen viel einfachere Einrichtungen zu. Und doch müsste die Verbindung gerade durch die bei den Larvenformen verhandenen Einrichtungen hervorgehen! Zweitens ist die Anlage des Circulationsapparats an sich eine andere. Das Dorsalgefäss der Würmer empfängt niemals sein Blut durch spaltartige Oeffnungen, sondern immer durch Gefässe, die mit ihm in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Will man aber die Spalten durch Reduction an diesen Stellen einmündender Gefässe entstanden annehmen, so müssen diese Gefässe wieder als mit Oeffnungen versehene vorausgesetzt

werden, und dafür besteht ebenso wenig ein bestimmt hieher beziehbares Beispiel als für die andere Form. Schon in niedern Bildungen, z. B. bei Nemertinen, ist das Gefässsystem geschlossen, und sein Inhalt ist verschieden von jenem der Perivisceralhöhle. Somit finden sich bei den Würmern keine Anknüpfungspuncte vor, und für den Arthropodenstamm sind die Anfänge in Formen zu suchen, deren Circulationsapparat von dem der gegenwärtig bekannten Würmer verschieden war.

§ 135.

Als einfachste Form eines Kreislaufsapparates besteht bei den *Krustenthieren* ein kurzes schlauchförmiges Herz (vergl. oben S. 402. Fig. 100. *c* von Daphnia), welches, über dem Darmcanale im Vordertheile des Körpers gelagert, durch zwei seitliche Oeffnungen Blut aufnimmt, und es durch einen vorderen kurzen Gefässtamm den Kopforganen, speciell den Gehirnganglien zuführt. In regelmässigen Strömen vertheilt sich die Blutmasse durch den Körper, und gelangt an den der Athemfunction vorzüglich dienenden Theilen vorbei wieder zum Herzen, um durch dessen Spaltöffnungen aufgenommen zu werden. Diese Form des Circulationsorgans ist bleibend für manche Abtheilungen der *Entomostraken* (Copepoden, Daphniden), kommt aber auch den Larvenzuständen der höheren Ordnungen zu, und findet sich selbst mit wenigen Modificationen bei Entwickelungszuständen der Decapoden. Der Kreislauf ist ein rein lacunärer, und ausser dem Ansatze zu einem nur selten mehrfach verzweigten, vorderen Arterienstamme existiren keinerlei Gefässe.

Eine weitere Entwickelung nimmt das Herz bei den *Phyllopoden*. Es stellt hier einen längeren Schlauch vor, der eine mehrfache Wiederholung des einfachen Herzens der Daphnien bildet, indem er eine Mehrzahl von venösen Ostienpaaren (bis zu 20 bei Artemia) besitzt. Der Herzschlauch ist somit gegliedert, die einzelnen, als K a m m e r n bezeichneten Abschnitte entsprechen aber nicht der Segmentirung des Körpers, vielmehr ist eine grössere Anzahl der letzteren auf je eine Kammer zu rechnen. Die Gliederung erscheint damit als eine selbständige, was jedoch gewiss nur als eine spätere Einrichtung anzusehen ist. Nur an dem vordersten Ende geht ein Arterienstamm hervor und übergibt das Blut der Lacunenbahn der Leibeshöhle. Ein Pericardialsinus, der schon bei der einfacheren Herzform angedeutet war, wird erst bei dem höher entwickelten Gefässapparat der *Pöcilopoden* ausgeprägt. In ihm liegt das gestreckte Herz (vergl. oben S. 401. Fig. 99. *c* von Limulus), welches nicht blos nach vorne und nach hinten einen Arterienstamm entsendet, sondern auch von vier Kammern je ein Paar arterieller Gefässe abgibt. Die Arterien vertheilen sich mehrfach und führen schliesslich in Canäle, welche durch die reiche Entwickelung von interstitiellem Bindegewebe abgegrenzt sind, und engere oder weitere Sinusse bilden. Durch mehrere von den Kiemen rückführende Canäle gelangt das Blut wieder zum Pericardialsinus. Diese gestreckte Herzform besteht auch bei den *Arthrostraken*, meist mit einer geringen Anzahl von venösen Ostien. Das Herz durchzieht einen grossen Theil der Länge des Körpers bei den Amphipoden und Isopoden, bei ersteren in den auf den Kopf folgenden Metameren ge-

lagert, bei letzteren weit nach hinten gerückt. Entweder wird nur ein vorderes Gefäss, oder auch noch ein hinteres entsendet. Verzweigungen kommen nur dem ersteren zu, beschränken sich jedoch auf die Kopfgegend.

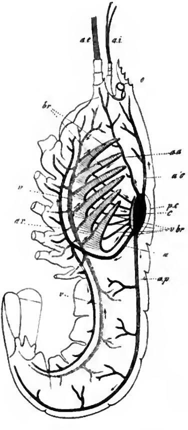
Einen einfachen Herzschlauch mit nur zwei seitlichen Ostien besitzen die Larven der *Thoracostraken*. Aus ihm geht allmählich eine complicirtere Form hervor, die nach zwei Richtungen hin ausläuft. Die eine davon repräsentiren die *Stomapoden* deren Herz sich in die Länge streckt, und unter Vermehrung seiner venösen Ostien, anfänglich nur nach vorn und hinten einen Arterienstamm absendet. Da nur die vordere Arterie sich verästelt, die hintere dagegen eine weite offene Mündung besitzt, so wird dadurch eine Wiederholung der bei den Arthrostraken vorhandenen Einrichtung gegeben, bis später nicht blos die vordere und die hintere Arterie reichlichere Verzweigungen bilden, sondern auch vom Herzen selbst eine grössere Anzahl seitlicher Arterienstämmchen abtreten.

Den zweiten Typus bieten die Schizopoden und Decapoden dar. Das Herz hat auch bei dem Besitze mehrerer Ostienpaare, eine concentrirtere Gestalt, und eine Theilung des Binnenraumes in aufeinander folgende Kammern ist nicht mehr unterscheidbar. Die anfängliche Gliederung ist in eine mehr einheitliche Bildung übergegangen. Auch in der Lagerung der mehrfachen Spalten zeigt sich das, da ihre Paare nicht mehr gleichmässig sich folgen, sondern verschiedenartig gruppirt sind. Das Herz der Larven tritt als ein dünnwandiger Schlauch nur mit einem Spaltenpaare auf, und setzt sich nach vorne und hinten in einen einfachen Gefässstamm fort. Der vordere theilt sich in drei Aeste, die bei Verkürzung des Stammes auch unmittelbar vom Herzen entspringen. Der hintere bleibt einfach. Das Herz erscheint entweder nur vorübergehend langgestreckt, oder es tritt sogleich in einer mehr gedrungenen Form auf. Seine Lage hat es sowohl bei Schizopoden als Decapoden im hinteren Theile des Cephalothorax.

Auch an der arteriellen Blutbahn bilden sich neue Abschnitte aus, der ganze venöse Theil wird jedoch nur durch Lacunen vertreten. Auf dieser Stufe bleibt das Gefässystem der Schizopoden stehen (Mysis). Die Decapoden durchlaufen bei ihrer Entwickelung die einzelnen Stadien der Schizopoden. Betrachten wir die Einrichtungen der ausgebildeten Form an einem langschwänzigen Decapoden etwas näher. Hier finden wir den Herzschlauch (Fig. 105. *c*) durch eine reiche Muskulatur ausgezeichnet, deren Züge zum Theil ins Innere balkenartig vorspringen. Ein deutlich ausgebildeter Pericardialsinus (*pc*) umgibt das Herz, welches das Blut durch drei Paare symmetrisch vertheilter Spaltöffnungen aufnimmt. Vom Herzen entspringen drei vordere Arterienstämme und ein hinterer Stamm. Der vordere mittlere (*ao*) verläuft ohne bedeutende Verzweigung zum Gehirn und zu den Augen (*o*), die beiden seitlichen dagegen (*ao*) vertheilen reichliche Aeste an Geschlechtsorgane und Leber, und versorgen auch die Antennen. Der am hinteren Ende des Herzens abgehende Arterienstamm theilt sich in zwei über einander liegende Aeste, die auch getrennt vom Herzen entspringen können. Der dorsale (*ap*) versorgt die Muskulatur des Rückens und Schwanzes. Bei den Brachyuren ist er gabelförmig gespalten. Der andere, ventrale Ast (*a*) wendet sich sogleich

nach seinem Ursprunge abwärts, und theilt sich dann in einen nach vorne und einen nach hinten laufenden Zweig, welch' beide seitliche, vorzüglich für die Gliedmaassen (Füsse, Kieferfüsse etc.) bestimmte Verzweigungen absenden. Ausser dem hinteren medianen Arterienstamme finden sich zuweilen noch zwei kleinere vor. Das bei den Decapoden sehr entwickelte Capillarsystem geht allmählich in rückführende Canäle (Körpervenen) über. Diese sammeln sich zunächst auf der ventralen Seite in mehrere Venenstämme (*v*), welche in einen weiten an der Kiemenbasis (im sogenannten Sternalcanal) gelegenen Centralsinus zusammenkommen. Jede Kieme (*br*) erhält von da aus ein zuführendes Gefäss (Kiemenarterie). Nach dem Kreislaufe durch die Kiemen gelangt das Blut in ausleitende Canäle (Kiemenvenen) (*v br*), deren jederseits 6—7 zum Pericardialsinus emporsteigen und dort häufig trichterförmig erweitert zur Ausmündung kommen.

Fig. 105.



Nicht bei allen Crustaceen ist ein Circulationsapparat entwickelt, er fehlt mehrfach unter den Entomostraken, bei den *Copepoden*, den Cyclopiden, Corycäiden, Harpactiden, Peltidien. Dann nach DARWIN bei *Cirripedien*, denen man früher einen Herzschlauch allgemein zugeschrieben hatte. Auch den *Ostracoden* geht, mit Ausnahme der Cypridinen, ein Herz ab. Dieser Mangel wird nicht als eine Rückbildung angesehen werden dürfen, da das Herz den ersten Entwickelungsstadien (der Naupliusform) durchgängig fehlt. Somit wird der Herzmangel als ein Stehenbleiben auf jener Organisationsstufe zu betrachten sein. Die Bewegung der Blutflüssigkeit wird unter diesen

Fig. 105. Schematische Darstellung des Circulationsapparates vom *Hummer*. *o* Auge. *ae* Aeussere Fühler. *ai* Innere Fühler. *br* Kiemen. *c* Herz *pc* Pericardium. *ao* Mittlere vordere Körperarterie. *aa* Leberarterie. *ap* Hintere Körperarterie. *a* Stamm der Baucharterie. *av* Vordere Baucharterie. *v* Ventraler Venensinus. *v br* Kiemenvenen. — Die Pfeile deuten die Richtung der Blutströme an.

Verhältnissen durch andere Einrichtungen besorgt. Solche compensatorische Verhältnisse lassen sich einmal in den Bewegungen einzelner Körperabschnitte, z. B. des Schwanzes, erkennen, dann auch durch Bewegungen des Darmes (z. B. bei den Sapphirinen, bei Cyclops, Achtheres) die mit einer Art von Rhythmus erfolgend, ihren unmittelbaren Einfluss auf die Blutströmung erkennen lassen. Auch manche andere Vorrichtungen, die Action der Gliedmaassenmuskulatur etc., ist hier mit in Anschlag zu bringen.

Bei den *Copepoden* (Pontelliden, Calaniden) besitzt das Herz ausser den zwei seitlichen venösen Ostien noch ein hinteres. Der Herzschlauch besitzt also vier Oeffnungen. Das Arterienrudiment verlängert sich bei einigen (Calanella) in ein langes auf dem Darm verlaufendes Gefäss, das sich weiter vorne in zwei Paar Aeste theilt (CLAUS). Durch den Besitz von nur zwei venösen Ostien unterscheidet sich das Herz der Daphniden von dem der Copepoden. Es fehlt die hintere Oeffnung. Durch die Verschmelzung der beiden seitlichen Spaltöffnungen in Eine, entsteht eine eigenthümliche Modification (LEYDIG). – Unter den *Phyllopoden* ist die einfachere Herzform der Daphniden bei Holopedium vorhanden (ZADDACH, A. Nat. 1855. S. 159), während den übrigen die Weiterbildung in ein langgestrecktes vielkammeriges Herz zukommt. Ueber das Herz von *Apus*, welches 10—12 Kammern unterscheiden lässt, vergl. vorzüglich KROHN (Fror. Not. Bd. 49. S. 305). Abweichend verhält sich die Circulation bei den Argulinen. Nach LEYDIG tritt das Körperblut in das hintere querausgezogene, nach vorne schlauchförmig verlängerte Herz durch ein einziges an der Ventralfläche gelegenes Ostium. Es wird theils nach vorne wieder in den Körper getrieben, theils nach hinten durch eine mediane Oeffnung in die als Kiemen fungirenden Anhänge, von denen es durch zwei laterale venöse Ostien wieder zum Herzen zurückkehrt. Ein Klappenapparat an den Ostien regulirt hier wie auch bei andern die Bewegung des Blutstroms.

Das von VAN DER HOEVEN genau beschriebene Herz von *Limulus* bietet durch seine sieben Paare venöser Ostien eine Verwandtschaft mit dem Herzen der Branchiopoden, zeigt sich aber davon verschieden durch die seitlichen Arterienstämme, deren jede Kammer ein Paar entsendet. Die beiden medianen Arterien bleiben eine Strecke weit unverästelt, die vordere theilt sich in zwei fast rechtwinklig abtretende Endäste, während die hintere mehrfach sich verzweigt. Diese sowohl als die lateralen Arterien gehen dann in weite canalartige Räume über, durch welche das Capillar- und Venensystem vorgestellt wird. Ein Sinus an der Bauchfläche sammelt diese Canäle, und steht mit der Basis jedes Kiemenblättchens durch eine Spalte in Verbindung. Aehnliche Canäle wie bei den Decapoden bestehen, fungiren als Kiemenvenen und münden in den Pericardialsinus aus. (Vergl. meine Mittheilung in Abhandl. der Naturf. Gesellsch. zu Halle. Bd. IV).

Das Herz der *Amphipoden* zeigt bezüglich der Ostienzahl sich sehr verschiedenartig. Nur drei Paar Ostien besitzt das Herz von Phronima, von dem eine lange Medianarterie nach hinten verläuft, dagegen besitzt das lange Herz von Gammarus 7 Spaltpaare, Caprella besitzt 5 Paare venöser Ostien, und die Scheerenasseln (Tannis) nur drei wie die Decapoden. Dabei ist auch die Lage vom Herzen der Isopoden verschieden, indem es viel weiter nach vorne gerückt erscheint. Die Vermehrung der Ostien (auf fünf Paare) nähert den Circulationsapparat der *Stomapoden* jenem der Arthrostraken, der Phyllopoden und Poecilopoden, sowie auch die seitlichen Arterien mit letzteren gemeinsam sind. Ihre Zahl entspricht jener der Körpersegmente. Das Venenblut sammelt sich in einen weiten ventralen Behälter, der mit den Kiemen communicirt.

Ueber den Circulationsapparat von Mysis vergl. v. BENEDEN (op. cit.). Die Uebereinstimmung des Herzens von Mysis mit der ersten Form des Herzens bei Ephausia beobachtete CLAUS, sowie dieser auch bei Phyllosomen und FR. MÜLLER (A. Nat. 1863. S. 8) bei den Garnelen jene durch nur Ein Spaltenpaar ausgezeichnete Urform des Herzens

als ein zu durchlaufendes Stadium erkannt hat. Ein Spaltenpaar besitzt auch das Herz von Cuma. Der Circulationsapparat der Phyllosomen (vergl. meinen Aufsatz in A. A. Ph. 1858) schliesst sich bezüglich des Herzens und der Arterienvertheilung eng an jenen der langschwänzigen Decapoden an. Dagegen ist der capillare Abschnitt nur wenig entwickelt und wird, wie die Venenbahn, durch Lacunen ersetzt. Die Phyllosomen stellen so ein Zwischenglied in jener Reihe vor, die bei den Decapoden mit der vollständigeren Begrenzung der venösen Blutbahn abschliesst.

Wie der gesammte Circulationsapparat der Crustaceen, so bietet auch das Herz für sich mehrere Differenzzustände durch Entwickelung seiner Muskulatur. Bei Limulus wie bei den Decapoden lässt die Herzwand mehrere Schichten unterscheiden, zu äusserst eine Bindegewebshülle, die mit der Auskleidung des Pericardialsinus in Zusammenhang steht. Die in Bündeln und einander durchflechtenden Zügen angeordnete Muskulatur bildet ein nach innen vorspringendes Netzwerk. An den venösen Ostien finden sich dünnhäutige Klappen. An dem langgestreckten Herzen tragen diese Klappen zur Scheidung in Kammern bei. An den Arterien sind Klappen nur vereinzelt beobachtet, so an der vorderen Medianarterie von Squilla. Das Herz wird theils durch Bindegewebszüge, theils durch die von ihm ausgehenden Arterien in seiner Lage erhalten. Häufig treten auch noch muskulöse Theile hinzu und bilden, sich seitlich an das Herz befestigend, eine bei den Tracheaten verbreitete Einrichtung — die sogenannten Flügelmuskeln.

Die Kreislauforgane der Decapoden behandeln besonders: AUDOUIN u. MILNE-EDWARDS: Ann. sc. nat. XI. 1827. Ueber Astacus: KROHN: Isis 1834. S. 522. HÄCKEL, A. A. Ph. 1857. S 534.)

§ 136.

Die Kreislauforgane der *Tracheaten* reihen sich an jene der Crustaceen mit langgestrecktem vielkammerigem Herzen an, und die Verschiedenheiten begründen sich hier mehr auf den Grad der Entwickelung eines vom Herzen ausgehenden Gefässystems. An diesem macht sich wiederum eine Beziehung zu den Athmungsorganen geltend, die jener bei den Krustenthieren sich parallel verhält. Eine Beschränkung der Athmungsorgane auf kleinen Raum wird von einer vollkommneren Entfaltung von Blutgefässen begleitet, indess die Vertheilung von respiratorischen Organen im ganzen Körper mit einer geringeren Gefässentwickelung verbunden ist.

Bei den *Arachniden* treffen wir die Scorpione mit dem complicirtesten Circulationsapparate ausgestattet. Das von einem Pericardialsinus umgebene Herz erscheint im Einklange mit der Leibesform der Thiere beträchtlich in die Länge gestreckt, und lässt nach NEWPORT 8 Kammerabschnitte wahrnehmen. Diese werden durch seitliche Muskeln (Flügelmuskeln) befestigt. In jede Kammer führt ein Paar dem Rücken zugewendeter Spalten (venöse Ostien), die durch nach innen vorspringende Klappen (vergl. Fig. 106. *v*) verschliessbar sind. Vorne wie hinten gehen arterielle Gefässe als directe Verlängerungen des Herzens ab, wovon das vordere Gefäss, die Kopfarterie, in den Cephalothorax eintritt, indess das hintere

Fig. 106.



Fig. 106. Stück eines Durchschnittes vom Herzschlauche (Theil der ersten und zweiten Kammer) eines *Scorpions* (*Buthus*). *v* Venöses Ostium. *a a'* Arterie. (Nach NEWPORT.)

zum Schwanze verläuft. Ausserdem entspringt noch eine Anzahl Arterien von den Seiten dicht an den venösen Ostien und vertheilt sich an die benachbarten Organe. Von den zahlreichen, der Kopfarterie entstammenden Aesten stellen zwei einen den Oesophagus umgebenden Gefässring dar, von welchem sich eine rücklaufende Arterie (Arteria supraspinalis) auf dem Bauchmark bis zu dessen Ende unter Abgabe reichlicher Zweige erstreckt. Das Verhalten der feineren Arterienzweige ist nicht genau ermittelt, und es ist ebenso noch ungewiss, ob ein theilweise lacunärer Kreislauf existirt, das Capillar- und Venensystem ersetzend, oder ob die Arterien in ein Capillarnetz sich auflösen, aus welchem dann Venen hervorgehen. Nach Newport soll letzteres der Fall sein; jedenfalls ist aber sicher, dass das venöse Blut sich ganz ähnlich wie bei den höheren Crustaceen in einem der Bauchfläche dicht aufliegenden Behälter sammelt und von diesem aus zu den Athmungsorganen geführt wird. Ehe das Blut von daher in das Herz gelangt, passirt es den Pericardialsinus, wie bei Crustaceen. Von der zu den Athmungsorganen gehenden und aus ihnen kommenden Blutbahn ist das Vorkommen besonderer Wandungen noch nicht mit Bestimmtheit ermittelt; doch dürfte aus dem Vorkommen eines vollständigen Pericardialsinus auch auf in ihn einmündende Gefässe zu schliessen sein.

Bei den übrigen Arachniden besteht noch der mehrkammerige Herzschlauch, allein in reducirter Form. Er liegt stets im Abdomen und weist bei den Araneen und Opilioniden drei Paare seitlicher Ostien auf, durch die er in Kammern geschieden wird. Von der vordersten Kammer setzt sich eine Arterie in den Cephalothorax fort, welche nach Claparède's Darstellung bei Lycosa, sich in zwei Aeste spaltet (vergl. Fig. 107) und von jedem derselben Zweige für die Augen und für die Gliedmaassen entspringen lässt. Die hinterste Kammer öffnet sich am Ende des Abdomen; der hier sich ergiessende Blutstrom entspricht demjenigen, welcher bei den Scorpionen durch die Caudalarterie vertheilt wird. Auch in dem Vorkommen seitlicher Arterien ist noch ein Anschluss an die Scorpione

Fig. 107.

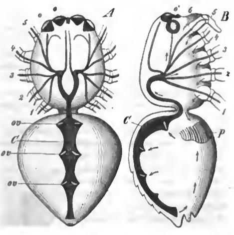


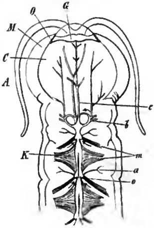
Fig. 107. Circulationsorgane von *Lycosa*. *A* Das Thier von oben, *B* in seitlicher Ansicht. o Augen. 1 2 3 4 5 6 Gliedmaassen. *P* Lunge. *C* Herz. *ov* Venöse Ostien des Herzens. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstroms an. (Nach Claparède.)

vorhanden. Dagegen fehlt der Pericardialsinus und das Blut findet sowohl auf dem Wege zu den Athmungsorganen, als auch von diesen zum Herzen, nur lacunäre Bahnen vor.

Unter den Pycnogoniden ist dieser Apparat auf ein dreikammeriges Herz rückgebildet, zu welchem zwei Ostienpaare führen, und bei den Milben scheint auch das Herz nicht mehr zur Entwickelung zu kommen.

Am Herzen der *Myriopoden* äussert sich durch die gleichartige Ausdehnung in der ganzen Körperlänge und die beträchtliche Vermehrung der Kammerzahl der Zusammenhang der äusseren Gliederung des Körpers mit der inneren Organisation. Die Kammern (Fig. 108. *K*) sind durch Klappenvorsprünge, die an den einzelnen venösen Ostien (Fig. 108. *o*) angebracht sind, von einander abgegrenzt, und werden durch ansehnliche Flügelmuskeln (*m*) befestigt. Die grösste Kammerzahl kommt bei den Juliden vor. Geringer ist sie bei den Scolopendern, bei denen jedoch die vom Herzen entspringenden Arterien am meisten entwickelt sind. Von jeder Kammer gehen paarige Arterienstämme hervor, die für die betreffenden Körpersegmente bestimmt sind. Sie entspringen fast in gleicher Höhe mit den venösen Ostien. Bei den Juliden sind diese Arterien doppelt, da jede Kammer aus zwei ursprünglich getrennten verschmilzt.

Fig. 108.



Aus der vordersten Kammer gehen drei Stämme hervor, deren mittlerer (*c*) sich im Kopfsegmente verbreitet, während die beiden seitlichen (*b*) den Oesophagus schlundringartig umfassen. Aus ihrer Vereinigung bildet sich ein grösserer, dem Bauchmarke aufliegender Stamm, ähnlich wie bei den Scorpionen, der bis zum letzten Ganglion der Bauchkette verläuft und zahlreiche, zum Theil sogar die vom Bauchmarke entspringenden Nervenstämme begleitende Aeste absendet. Von einem Venensysteme scheint keine Spur vorhanden zu sein, und indem auch ein besonderer Pericardialsinus fehlt, zeigt sich in dem ganzen Apparate eine Mischform des unter den Arachniden auf Scorpione und Araneen vertheilten Verhaltens.

Der Circulationsapparat der *Insecten* bietet im Vergleiche mit Arachniden und Myriapoden die geringste Ausbildung dar. Er beschränkt sich nur auf das Herz, das sogenannte Rückengefäss und eine davon ausgehende

Fig. 108. Kopf und zwei Körpersegmente von *Scolopendra* mit dem vordersten Abschnitte des Blutgefässystems. *C* Kopf. *G* Oberes Schlundganglion. *O* Augen. *M* Mandibeln. *A* Antennen. *K* Kammern des Herzens. *m* Flügelmuskeln. *o* Venöse Ostien. *a* Laterale Arterien. *b* Arterienbogen. *c* Kopfarterie. (Nach Newport.)

Verlängerung als Körperarterie. Das wie bei den Spinnen im Abdomen liegende Herz wird durch Flügelmuskeln (Fig. 109. *m*) an die Leibeswand, zuweilen auch (bei Muscidenlarven) an Tracheen befestigt. Es zeigt eine, bei Larven äusserlich oft sehr wenig deutliche Theilung in Kammerabschnitte, theils durch die Anordnung jener Muskeln, theils durch die Lagerung der spaltenförmigen venösen Ostien ausgedrückt. Die Schwankungen in der Zahl dieser Kammern sind nicht sehr bedeutend, bei den meisten stellen sie sich auf acht, sehr selten sich darüber erhebend, häufiger darunter sinkend. Das durch die Ostien in den Herzschlauch aufgenommene Blut wird durch die Kammersystole nach vorn getrieben, gelangt somit von Kammer zu Kammer, und von der vordersten in die Körperarterie, wobei die als Klappen fungirenden taschenförmigen Einstülpungen der Ostienränder den Rücktritt verhindern. Die Körperarterie (Fig. 109. *a*) ist die unmittelbare Fortsetzung des Herzens und besitzt einen mit diesem gleichen Bau wenigstens an ihrem hinteren Abschnitte. Sie verläuft gerade nach vorn gegen das Gehirn und ist von da an in ihrem näheren Verhalten noch keineswegs genau bekannt. Ob eine für einzelne Insecten angegebene Verzweigung des Vorderendes eine allgemeine Erscheinung ist, bleibt unentschieden. Jedenfalls gelangt das Blut sehr bald auf eine lacunäre Bahn, durchläuft zwischen den einzelnen Organen den Körper in regelmässigen Strömen, wie an durchsichtigen Insectenlarven zu beobachten ist, und sammelt sich wieder in der Nähe des Herzens zum Eintritte in die venösen Ostien an. Auf diesem Wege sind die einzelnen Bahnstrecken zuweilen so scharf abgegrenzt, dass wie z. B. in den Gliedmaassen, gefässartige Räume zu entstehen scheinen. Auch da, wo für die letzteren keine anatomischen Bedingungen bestehen, sind die Bahnen der einzelnen Blutströme constante und regelmässige. Indem die Flügelmuskeln nicht unmittelbar an die Herzwand, sondern an besondere dieser aufliegende Zellen sich ansetzen, und sich zugleich in ein das Herz umgebendes Maschenwerk verflechten, entsteht darunter ein Hohlraum, der dem Pericardialsinus der Crustaceen an die Seite gesetzt werden darf.

Fig. 109.



Bezüglich des Circulationsapparates der *Scorpione* sind die Angaben von Dufour (Ann. sc. nat. III. xvi. S. 251) von denen Newport's darin abweichend, dass die Scheidung in Kammern erst mit dem Tode des Thieres auftreten soll, eine Meinung, die durch die Vertheilung der Ostien wie des Arterienursprungs keine Begründung empfangt. Die Kreislauforgane der *Galeoden* sind von denen der Scorpione wenig abweichend, in Manchem bieten sie eine Vermittlung zu den *Araneen*, bei welchen übrigens bezüglich der Verschiedenheit der Angaben manche Aufklärung nöthig ist. Wenn auch das von einigen (Audouin u. Wasmann) behauptete Vorkommen rückführender Gefässe (Venen) sich nicht

Fig. 109. Rückengefäss (Herz) von *Melolontha*. *a* Die nach vorne in den Thorax abgehende Aorta. *m m* Die seitlich dem Herzen ansitzenden Flügelmuskeln.

bestätigt hat, so ist doch die arterielle Bahn, sowie der Bau des Herzens sehr verschieden beschrieben worden. Nach Leydig bestehen bei Lycosa nur zwei venöse Ostien am vordern Abschnitte des Herzschlauches, von denen drei Arterienpaare entspringen, dagegen soll eine vordere Medianarterie fehlen (A. A. Ph. 1855. S. 452), wogegen Claparède von derselben Gattung eine andere, oben bereits angeführte Darstellung giebt (Mém. de la Soc. de Physique et l'Hist. nat. de Genève T. XVII. 1). Vergl. auch Blanchard in Ann. sc. nat. III. xii. S. 316, ferner in Organisat. du règne animal. — Ueber das Herz der Pycnogoniden siehe Zenker, A. A. Ph. 1852 und Krohn, Arch. Nat. 1855. S. 6 sowie Claparède, Beobachtungen etc. S. 102. Vom Kreislauforgan der *Myriapoden* hat Newport die bis jetzt genaueste Darstellung gegeben (Philos. Trans. 1843).

Hinsichtlich der *Insecten* bestehen sowohl für das Herz wie auch für das aus diesem sich fortsetzende Mediangefäss viele Eigenthümlichkeiten, die jedoch in ihrer Verbreitung grösstentheils noch wenig erkannt sind. Namentlich sind durch Weismann's Untersuchungen über Entwickelung der Insecten (op. cit.) viele neue Gesichtspuncte erschlossen worden. Das Herz besitzt mit dem davon ausgehenden »Gefässe« einen gleichartigen Bau. Beide Theile sind nur durch die Beziehungen zu den Spaltöffnungen verschieden, die den Herztheil des Schlauchs von dem Gefässtheil unterscheiden, der letztere entbehrt zugleich der »Flügelmuskeln«. Der gesammte Schlauch stellt, obgleich er aus zahlreichen mit einander verschmolzenen Zellen entsteht, doch nur ein einheitliches Gebilde vor, an welchem die contractile Substanz nicht in Fasern gesondert ist, so dass weder Längs- noch Quer-Muskelfasern unterschieden werden können; die der contractilen Substanz eingelagerten Kerne bilden zuweilen Vorsprünge nach innen, die, wie Leydig an der Larve von Corethra zeigte, eine Ausstülpung der Schlauchwand bilden, und bei der Contraction der Wand ein Rückströmen des Blutes klappenartig verhindern können.

Die Zellen, welche die Insertionen der Flügelmuskeln aufnehmen, sind bald in Längsstränge angeordnet, bald bilden sie Querreihen, die zum Rande des Herzschlauches ziehen. Ueber sie hinweg treten die feinen Verzweigungen der Flügelmuskeln zur Schlauchwand (Larven der Dipteren und Lepidopteren), oder die Muskeln treten in ein Netz aufgelöst unter einander um den Herzschlauch zusammen, und stellen eine dem Pericardialsinus entsprechende muskulöse Scheide her (Imagines der Musciden), wie eine solche bereits von Newport als durch eine zarte Membran begrenzt beschrieben wurde. Von den Zellen, welche während des Larvenzustandes die Befestigung der Flügelmuskeln vermittelten, bleiben nur einige am hintern Abschnitt des Herzens fortbestehen. — Ueber das Herz der Insecten vergl. R. Wagner, Isis. 1832. Verloren, Mém. couronnés et mémoires des savants étrangers publiés par l'Acad. royale de Belgique XIX. 1847. Ferner über den feinen Bau Leydig, Lehrb. der Histologie. S. 440.

Die Flügelmuskeln scheinen mehr einen Befestigungsapparat des Herzens zu bilden, als einen directen Einfluss auf die Diastole zu besitzen, den man ihnen zugeschrieben hatte. Aus den Untersuchungen von A. Brandt (Mélanges biologiques du Bull. de l'Acad. Imp. de St. Petersbourg. VI. 1866) geht hervor, dass die Automatie des Insectenherzens keine einseitig systolische, sondern eine systolisch-diastolische ist. Das gleiche gilt auch für die den Flügelmuskeln entsprechenden Muskeln des Herzens des Flusskrebses.

Eine Verbindung des Rückengefässes mit den Eierstocksröhren wurde von J. Müller (Acad. Leopold. Carol. XII. II. 1825) aufgestellt, indess später diese Gefässe als Verlängerungen der Eiröhrenenden sich herausstellten. In neuerer Zeit ist eine solche Verbindung wenigstens für die Hoden (bei der Larve von Orgyia pudibunda) behauptet, und das Verbindungsstück als ein vom vordersten Theile des Rückengefässes aus zu jedem Hoden verlaufender Canal erklärt worden. (Landois, Z. Z. XIII.) Vergl. dagegen Leydig, Nova Acta. A. L. C. XXXIII.

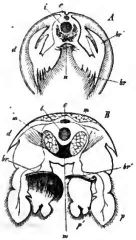
Athmungsorgane.

1) Kiemen.

§ 137.

Als Athmungsorgane fungiren bei den Arthropoden zwei morphologisch einander fremde Organreihen, deren Verschiedenheit auf Einrichtungen sich gründet, die aus dem bezüglichen Medium hervorgehen. Die eine Reihe dieser Organe ist gleich den Athmungsorganen der Würmer mit dem Integument verbunden. Theile der Körperoberfläche sind zu Athmungsorganen umgewandelt und stellen sich zur Vergrösserung dieser Oberfläche als Fortsatzbildungen dar, deren Binnenraum von dem Blute durchströmt wird. Wir treffen diese Organe als Kiemen bei den *Crustaceen* verbreitet. Wenn auch hier noch mancherlei Nebeneinrichtungen, wie die bereits oben (S. 402) erwähnte Wasseraufnahme in den Enddarm, respiratorische Zwecke erfüllen und auch in vielen Fällen das gesammte Integument als Athmungsorgan fungiren wird, so stellen sich doch alle aus dem indifferenten Zustande herausgetretenen Athmungsorgane der Krustenthiere als Kiemenbildungen dar. Als solche Einrichtungen unterscheide ich zwei verschiedene Apparate:

Fig. 140.



1) Der erste und verbreitetste erscheint unter der Form ventraler Anhangsgebilde der Metameren; sie stellen sich dar bald als modificirte Gliedmaassen (Füsse), bald wieder als Abschnitte oder Theile derselben, bald endlich erscheinen sie als selbständige Gebilde, entweder noch mit den Füssen, namentlich deren Basaltheil, in Verbindung, oder unabhängig von den Locomotionsorganen an andere benachbarte Theile des Körpers befestigt. In diesem letzten Falle, der zugleich die höchste Differenzirungsstufe ausdrückt, zeigen sie immer noch einen, wenn auch nicht mehr ganz deutlichen Zusammenhang mit den Gliedmaassen, indem sie wenigstens über dieselben und genau ihnen entsprechend inserirt sind. Die vergleichende Betrachtung

Fig. 140. *A* Querdurchschnitt eines *Phyllopoden* (*Limnetis*). Der Schnitt geht durch das Segment, welches das erste Fusspaar trägt. *i* Darmcanal. *c* Herz. *n* Bauchmark. *d* Integumentduplicatur, eine die Gliedmaassen bergende Schale bildend. *br* Schwimmfuss. (Nach Grube.) *B* Querschnitt von *Squilla* (durch das Abdomen gelegt). *i c n* wie in *A*. *m* Muskeln. *d* Integumentduplicatur. *p* äussere, *p'* innere Fusslamelle. *br* Kieme. (Nach Milne-Edwards.)

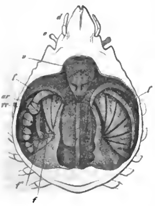
der Gliedmaassen, nicht allein jener der Gliederthiere, sondern auch die der Würmer, hat uns schon früher einmal dahin geführt, in den rudimentären Fussbildungen der letzterwähnten Thiere die Homologa zu den entwickelten Gliedmaassen der *Arthropoden* zu erkennen, und bei dieser Gelegenheit wurden zugleich auch die mit den Fusstummeln der Würmer verbundenen Kiemen mit jenen der *Crustaceen* verglichen, und gezeigt, wie in beiden Fällen das Athmungsorgan theils aus, theils an den Gliedmaassen sich bildet und auch von da gegen den Rücken des Thieres zu sich entfernen kann. In allen Formen dieser Kiemenbildungen finden wir nur Modificationen der eben ausgesprochenen Erscheinung. Somit ergeben sich auch hier Anknüpfungspuncte an niedere Zustände. Die allmähliche Ausbildung der Kiemenorgane lässt sich von Stufe zu Stufe durch die ganze Reihe der Krustenthiere verfolgen, und es sind die Functionen der Athmung und der Ortsbewegung häufig so innig mit einander verbunden, dass es oft schwer ist zu entscheiden, ob gewisse Formen der paarigen Körperanhänge als Kiemen oder als Füsse oder als beides zugleich gelten müssen. Nicht selten ist diese Umwandlung der Locomotionsorgane in Athmungswerkzeuge in der Reihenfolge der Gliedmaassen eines und desselben Individuums wahrnehmbar. Die Körpersegmente, an denen Kiemenbildungen auftreten, sind sehr verschieden, so dass man sagen kann, die Gliedmaassen jedes Segmentes seien befähigt, Kiemen vorzustellen, oder aus einem ihrer beiden primitiven Aeste Kiemengebilde entwickelnd, als Träger derselben aufzutreten. Wie der Ort, so wechselt auch die Zahl und die specielle Structur dieser Athmungsorgane.

Wo die Füsse selbst zu Kiemen umgewandelt werden, erscheinen sie als breite, dünne Lamellen (vergl. Fig. 110. *A br*), deren Oberflächen der Wechselwirkung zwischen dem in ihnen kreisenden Blute und dem umgebenden Wasser günstig sind. Solche Gebilde zeigen sich verbreitet bei den *Phyllopoden*, deren Verwandtschaft mit den fossilen Trilobiten schliessen lässt, dass auch diesen ähnliche Gliedmaassen zukamen, dass somit diese Form von Athmungswerkzeugen zu den ältesten Einrichtungen gehört. Vorzüglich die hintersten Fusspaare erscheinen als Kiemen, und lassen noch besondere Anhänge als vorzugsweise mit jener Function betraut unterscheiden. Während bei den Branchiopoden keine schärfere Sonderung zwischen den respiratorischen und nicht respiratorischen Gliedmaassen besteht, die vielmehr allmählich in einander übergehen, ist eine solche bei den *Pöcilopoden* vorhanden, deren Kiemen (Fig. 99. *p''*) aus einer bedeutenden Anzahl flacher übereinander gelagerter Blätter bestehen, die an den fünf gleichfalls platten Abdominalfusspaaren angebracht sind. Als ähnliche Kiemenblätter erscheinen die Bauchfüsse der *Isopoden*. Bei den *Amphipoden* sind die Kiemen schlauchförmige Anhänge der Thoracalsegmente, die in der Regel an den Basalgliedern der Füsse befestigt sind. Dagegen tritt bei den *Stomapoden* wieder eine aus der Grundform hervorgegangene Bildung auf, indem die fünf Schwimmfusspaare des Abdomens an ihrer Basis ein median gerichtetes Büschel verzweigter Kiemenfäden tragen (Fig. 110. *B br.*).

Eine continuirliche Reihe von den einfachsten zu den complicirtesten Verhältnissen führt von den *Schizopoden* zu den *Decapoden* hin. Bei den

ersteren fehlen gesonderte Kiemen nicht selten (Mysiden), oder sie erscheinen als verästelte Anhänge der Gliedmaassen des Cephalothorax, frei nach aussen flottirend (Thysanopoden). Allmählich entwickelt sich eine Duplicatur vom Hautskelete des Cephalothorax her und bildet eine den seitlichen Raum über den Brustfüssen bedeckende Lamelle. In diesen Raum lagern sich die von den Brustfüssen oder von der Körperwand entspringenden Kiemen, er wird dadurch zur seitlich geschlossenen Kiemenhöhle, wie sie bei den Decapoden verbreitet ist. Diese steht durch eine vom freien Rande jener Lamelle und der Basis der Füsse begrenzte Spalte mit dem umgebenden Medium in Verbindung. Indem sich jederseits die Decklamelle der Kiemenhöhle ventral enger an den Körper anlegt, wird die anfänglich einfache, Einlass gebende Längsspalte in zwei Abschnitte zerlegt, und es bildet sich so eine grössere hintere und eine kleinere weiter nach vorne gelegene Oeffnung, durch welche das durch die grössere eingetretene Wasser, nachdem es die Kiemen bespült hat, wieder nach aussen gelangt. Die Kiemen können sich theilweise von der Fussbasis entfernen und von der Wand der Kiemenhöhle entspringen, entsprechen aber dann noch häufig in ihrer Zahl den Gliedmaassen. Bei den meisten *Decapoden* ist jedoch die Zahl der Kiemen beträchtlich vermehrt, indem die vordersten Fusspaare mit mehreren Kiemen versehen sind und überdies noch einige Paare der Kieferfüsse an dieser Einrichtung participiren.

Fig. 111.



Ein rascherer Wasserwechsel um den Kiemenapparat wird auf sehr mannichfaltige Weise bewerkstelligt. Am einfachsten sind diese Verhältnisse da, wo die Körperanhänge selbst als Kiemen fungiren, oder wo die Kiemen, wenn auch als besondere Organe, den Schwimmfüssen angeheftet sind. Es ist hier einfach die Bewegung der Gliedmaassen, welche einen beständigen Strudel und dadurch einen steten Wasserwechsel um die Organe hervorruft. So wird die Respiration mit der Ortsbewegung in directe Beziehung gebracht. Die Gliedmaassen der *Branchiopoden* und die Schwimmfüsse der *Stomapoden* können als Beispiele für diese Einrichtung angeführt werden. Bei anderen besorgt den Wasserwechsel ein besonderer aus den modificirten Afterfüssen

Fig. 111. Kiemen eines *Brachyuren*. Das Rückenintegument des grössten Theils des Cephalothorax ist entfernt. In der Mitte ist die Leibeshöhle mit dem vom Kaumagen *v* kommenden Darme sichtbar, seitlich davon ist die Kiemenhöhle geöffnet, rechts finden sich die Kiemen in sechs Blätterreihen, links sind vier derselben abgeschnitten, ebenso das Flagellum *f*, um den unter den Kiemen liegenden Strudelapparat *f' f''* sichtbar zu machen. *o* Augen. *d* Fühler. *ar* Eine einzelne Kieme, bei *re* abgeschnitten.

gebildeter Deckapparat der Kiemen, wie dies bei den *Pöcilopoden* und *Asseln* der Fall ist. Durch die stete Bewegung dieser Deckplatten ist auch im ruhenden Zustande der Thiere eine beständige Erneuerung des Wassers ermöglicht.

Die Bildung einer Kiemenhöhle bedingt die Sonderung neuer Vorrichtungen, durch welche der Wasserwechsel besorgt wird. Bei jenen *Decapoden*, deren Kiemen in eine Höhle eingeschlossen sind, bestehen jederseits besondere Strudelorgane *(Flagellum)*, (Fig. 111. *f*), welche über sämmtliche Kiemen als schmale und dünne Fortsätze sich hinweg erstrecken und an die Basis eines Kieferfusses geheftet, von diesem in beständige Bewegung gesetzt werden. (Brachyuren.)

2) Die andere Form von Athemorganen entbehrt der Beziehungen zu den Gliedmaassen, und entwickelt sich aus dem dorsalen Theile des Integuments, das den bei mehreren Entomostraken mit einer Schale überkleideten Mantel bildet. Da diese Mantellamellen ein nicht unbedeutender Blutstrom durchkreist, und durch die Dünnwandigkeit des Organs für den Gasaustausch günstige Bedingungen gegeben erscheinen, da ferner durch die Schwimmbewegungen der Gliedmaassen ein energischer Wasserwechsel an der Innenfläche des Mantels besorgt wird: so wird diesen Ausbreitungen ein bestimmter Antheil an der respiratorischen Function nicht abgesprochen werden dürfen. Er besteht gewiss selbst noch da, wo (wie bei den Phyllopoden) die Gliedmaassen entschiedene Kiemen vorstellen. Beide Gebilde werden hier in die Athemfunction in verschiedenem Maasse sich theilen. Mit einer Ausdehnung der Mantellamellen (Limnadiaceen) wird diesen auch ein grösseres Gewicht bei der Vermittelung der Athmung zufallen, und dieses muss sich in dem Maasse noch erhöhen, als die Gliedmaassen an Zahl reducirt, und nur von geringen Blutmengen durchströmt, an respiratorischer Bedeutung verlieren, wie dies bei den Ostracoden, dann auch bei den Daphniden der Fall ist.

Während in diesen Fällen der Mantel keine besonders hervortretende Organisation als Kiemenorgan besass, erscheint eine solche bei den Cirripedien. Bei den Balaniden erheben sich von der Innenfläche der Mantelhöhle, zwischen der Seitenwand und der Basis, gefaltete Lamellen als Kiemen, und zeigen damit die Differenzirung eines besonderen Organes.

Den indifferentesten Zustand der Athmungsorgane besitzen die freilebenden *Copepoden*, bei denen weder die Schwimmfüsse in Kiemenplättchen umgebildet sind, noch der Kopfschild eine Mantellamelle vorstellt. Das gesammte Integument übernimmt hier wohl die Rolle eines Athmungsorgans. Dagegen erscheinen bei manchen parasitischen Copepoden Gliedmaassenpaare in blattartige, zur Kiemenfunction geeignete Gebilde umgewandelt. Diese Veränderung betrifft häufig nicht die ganzen Gliedmaassen, sondern entweder nur einen Ast derselben oder auch nur ihre Anhänge. Dasselbe trifft sich bei den *Phyllopoden*, bei denen auch die Zahl der »Kiemenfüsse« eine nach den Gattungen sehr verschiedene ist. Bei Branchipus und Artemia sind die respiratorischen Lamellen als Anhänge der Gliedmaassen gleichmässig über alle Gliedmaassen verbreitet. Bei Apus sind sie mehr an den vordern Schwimmfüssen entwickelt. Scharf abgesetzt sind die Kiemenfüsse bei Nebalia von den nicht respiratorischen Anhängen. Bei den *Isopoden*

nehmen die fünf Bauchfusspaare in ihrer Gesammtheit die Gestalt von dachziegelförmig übereinander lagernden Kiemenlamellen an. Zuweilen wird ein Paar dieser Lamellen in besonderer Weise verändert, indem es durch Faltenbildung (Sphaeroma, Nerocila) oder auch Theilung in einzelne Streifen (Jone) eine neue Oberflächenvergrösserung zeigt, und dadurch vor den andern bevorzugt ist. Endlich kann sich ein Paar dieser Gliedmaassen zu einem die Kiemenlamelle überlagernden Deckelapparate gestalten, dessen beide Klappen dann eine förmliche Athemhöhle umschliessen (Oniscus, Porcellio). Eine ähnliche, aber auf andere Weise erreichte Deckelbildung kommt durch die Umwandlung der Gliedmaassen des letzten Segmentes in zwei Klappen zu Stande (Idothea). Ueber die Athmungsorgane der Isopoden s. Duvernoy et Lereboullet, Ann. sc. nat. II. XV. S. 177. Unter den einzelnen Paaren dieser Anhänge können noch weitere Arbeitstheilungen vor sich gehen, indem abgesehen von den in Deckelstücken umgewandelten, andere als blosse Strudelorgane fungiren (z. B. bei Seriola), und damit den Wasserwechsel für die noch als Kiemen thätigen besorgen.

Ein Deckelapparat besteht auch bei den *Poecilopoden*. Das erste Paar der abdominalen Gliedmaassen bildet unter medianer Verwachsung eine ansehnliche Platte (Fig. 99. *p'*), unter der die fünf lamellösen Kiemenpaare geborgen sind.

Die schlauchförmigen, auf 5 bis 6 Paare sich belaufenden Kiemen der *Amphipoden* sind häufig (z. B. bei Gammarus und Talitrus) unter Verlängerungen des Integuments der Thoracalsegmente geborgen, und nehmen nur diese vordere Körperregion ein. Mehr frei liegen sie bei den Hyperiden. In einzelnen Fällen bildet sich auch hier eine besondere Kiemenhöhle, z. B. bei Typhis, wo die Gliedmaassen des 6—7. Segmentes in vier grosse Klappen umgewandelt sind, die sich nach vorne über den kiementragenden Abschnitt der Bauchfläche zusammenlegen können. Wie die Gliedmaassen, so sind auch die Kiemen der *Laemodipoden* an Zahl reducirt. Nur zwei kurze Kiemenschläuche besitzen die Caprellen, und zwar am 2 und 3, zugleich fusslosen, Thoracalsegmente. Bei einem Theile der höheren Crustaceen wird die Athmung gleichfalls noch vom gesammten Integumente besorgt (Mysiden, Phyllosomen). Die Entfaltung von Kiemen an den Basen der Gliedmaassen des Cephalothorax zeigt sich in sehr mannichfaltiger Art. Bei Ephausia bleibt die Kieme des ersten Fusspaares ein einfacher schlauchförmiger Anhang, am zweiten erscheint sie bereits verästelt, und am 7. und 8. (dem 4 und 5. Fusspaare der Decapoden entsprechend), stellt sie Gruppen von drei verzweigten Büscheln vor, die aber noch nicht in einer Kiemenhöhle liegen (Claus Z. Z. XIII. S. 445). Vollständiger sind die Kiemen bei Sergestes gebildet, allein sie werden nur unvollkommen von den die Kiemenhöhle bildenden Duplicaturen des Cephalothorax bedeckt. (Kröyer, Kongl. danske Vid. Selskabs Skrifter. V. IV.) Ausser den dorsal in die Kiemenhöhle ragenden Kiemenbüscheln besitzt Lophogaster noch ventrale Kiemenbüschel, welche frei zwischen den Füssen hervorragen (Sars, Beskrivelse over Lophogaster typicus. Christiania 1862). — Der Bau der Kiemen schliesst sich bei den Garneelen durch die Büschelform enger an jenen der Schizopoden an. Bei den übrigen Decapoden ist der Bau complicirter. Jede Kieme erscheint bei den Macruren als ein mit feinen dichtstehenden Härchen oder Fäden besetzter Anhang, und hat damit eine bürstenartige Beschaffenheit, während sie bei den Brachyuren aus einzelnen, gegen das freie Ende zu an Grösse abnehmenden Lamellen gebildet wird. Bezüglich der Anzahl dieser Kiemen ergeben sich gleichfalls bedeutende Verschiedenheiten. Eine grössere Anzahl findet sich bei den Macruren, so 20 beim Hummer und bei Nephrops, 21 bei Scyllarus. Von den vorderen Kiemen gehören immer mehrere einer Gliedmaasse an. Bei Astacus z. B. sind zwei mit dem zweiten, drei mit dem dritten Kieferfusse verbunden, die übrigen vertheilen sich einzeln auf die folgenden Füsse und an der Wand der Kiemenhöhle.

Das Verhalten der in die Kiemenhöhle führenden Oeffnung ist mannichfach verschieden. Die Eingangsspalte bildet bei den Macruren den beträchtlich weit offen

gebliebenen Theil der primitiven Spalte, die durch das Auswachsen der Integumentduplicatur über die Kiemen erzeugt wird. Sehr unvollständig bleibt der Verschluss bei Pagurus, im Vergleiche mit den übrigen Macruren. Durch den vollständigern Anschluss jener äussern Wand der Kiemenhöhle an die Basis der Füsse wird die Eingangsspalte bei den Brachyuren auf eine kleine Strecke beschränkt, welche durch eine Verlängerung des Basalsegments der äussern Kieferfüsse verschlossen werden kann. Sehr eng ist diese neben dem Ausgange der Kiemenhöhle liegende Oeffnung bei Leucosia und ebenso bei Ranina, wo sie am Hinterende des Cephalothorax dicht am Abdomen sich findet. Weniger veränderlich ist die zur Seite des Mundes (in den vorderen Ecken des Mundrahmens) gelegene Ausgangsöffnung, zu der eine canalartige Verlängerung der Kiemenhöhle führt. Die durch ihre Bewegung für den Wasserwechsel sorgenden Geisseln finden sich bei den Macruren von der Basis der Füsse und der Kieferfüsse entspringend zwischen die Kiemen eingebettet. Sie fehlen einzelnen, wie den Paguren und Callianassa. Bei den Brachyuren sind jederseits nur drei vorhanden, von denen eine über die Kiemen sich hinwegiegt, während die beiden andern (Fig. 141. *f' f''*) zwischen Kiemen und Leibeswand vorkommen. (Milne-Edwards, Ann. sc. nat. II. xi.)

Die für die Athmung im Wasser bestimmten Kiemen der Crustaceen bieten in einzelnen Fällen eine merkwürdige Modification dar, durch eine mit dem Aufenthalte ausserhalb des Wassers entstandene Anpassung an die Luftathmung. Solches zeigt sich bei Land-Isopoden (Porcellio, Armadillidium), deren Kiemenblätter zwar ähnlich wie bei den das Wasser bewohnenden gestellt sind, bei denen jedoch die vorderen Luft einschliessen, die sich in Form weisslicher Flecke bemerkbar macht. Sie kann durch feine Spalten ausgetrieben werden. Dieser luftaufnehmende Apparat ist bei der Gattung Tylus noch weiter entwickelt. Vier Paare der Kiemenblätter zeigen auf ihrer Unterfläche eine Anzahl feiner Spalten, deren jede in einen gleichfalls mit Luft gefüllten zierlich verzweigten Blindsack führt. Indem diese luftführenden Räume vom Blute bespült werden, kommt hier eine wahre Luftathmung zu Stande.

In anderer Weise geschieht eine Anpassung an den Aufenthalt auf dem Lande bei den Land-Krabben (Gecarcinus). Die Kiemenhöhle vermag hier längere Zeit Wasser zurückzubehalten, welches beim Verdunsten die Kiemen feucht erhält und längere Zeit vor Eintrocknen schützt. Zu diesem Behufe besitzt die Kiemenhöhle eigenthümliche Vorrichtungen, die zuweilen in verästelten, eine spongiöse Masse darstellenden Fortsätzen des Daches der Kiemenhöhle bestehen. Diese Excrescenzen sind jedoch niemals der Sitz der Athmung. Man hat daher die Kiemenhöhle von Birgus latro, der gleichfalls diese Einrichtungen besitzt, mit Unrecht als Lungenhöhle angesprochen. In wiefern diese Excrescenzen der Kiemenhöhlenwand mit der von Leydig (Histol. S. 116) beim Flusskrebs aufgefundenen Verdickungen darstellenden Drüsenschichte in Zusammenhang stehen, bleibt noch zu ermitteln. (Audouin et Milne-Edwards, Ann. sc. nat. I. xv. S. 85). Bei andern Landkrabben wird von dem in der Kiemenhöhle reservirten Wasser von Zeit zu Zeit ein Strom aus der Ausgangsöffnung auf die Oberfläche des Panzers ergossen, der sich zwischen dichtem Haarbesatz bis zur Eingangsoffnung verbreitet, um daselbst, nachdem er sich bei seiner feinen Vertheilung mit Sauerstoff gesättigt, wieder aufgenommen zu werden. Nach vollständigem Verbrauch des Wassers wird die Athmung durch Zulassen von Luft zu den Kiemen unterhalten, wobei das Thier den hintern Theil des Panzers emporhebt. Vergl. über dieses Anpassungs-Verhältniss Fr. Müller (für Darwin S. 20).

Die oben erwähnten Kiemen im Mantel der Balaniden unter den Cirripedien fungiren bei den Lepadiden als Bruttaschen, andere besitzen an der Basis der Cirren besondere fadenförmige Anhänge, die vielleicht gleichfalls einer respiratorischen Function vorstehen.

2) Tracheen.

§ 138.

Die zweite Formenreihe der Athmungsorgane bilden die *Tracheen*. Sie stellen ein im Körper der *Arachniden*, *Myriapoden* und *Insecten* verschiedenartig sich verzweigendes Röhrensystem vor, welches in der Regel an bestimmten Stellen nach aussen mündet und von hier mit Luft sich füllt. Durch diese Einrichtung vereinigen sich die genannten Arthropodenclassen in eine grössere Abtheilung, die der Tracheaten. Der Bau der *Tracheen* ist im Ganzen genommen selbst in den verschiedenen Modificationen übereinstimmend. Sie bestehen immer aus einer äusseren Bindesubstanzschicht, die innen von einer mit dem äusseren Integumente in Zusammenhang stehenden Chitinhaut ausgekleidet wird. Diese Chitinschichte ist die wesentlichste Bedingung der elastischen Eigenschaft der Tracheen, und da, wo die Elasticität am bedeutendsten ist, zeigen sich an ihr beträchtliche Verdickungen, in Form eines ins Tracheenlumen vorspringenden Spiralfadens. An einzelnen Stellen können die Tracheen sackförmige Erweiterungen bilden, woselbst dann jene spiralig angeordnete Verdickungsschichte unterbrochen ist, d. h. die Ablagerung dieser Schichte ist nur an einzelnen unzusammenhängenden Stellen erfolgt. Die äusseren Oeffnungen (Stigmata) der Tracheen sind paarig zu beiden Seiten des Körpers in wechselnder Zahl gelagert und können an jedem Körpersegmente vorhanden sein. Jedes Stigma stellt eine quer ovale, von ringförmiger Verdickung des äusseren Chitinskelets umgebene Spalte vor, die durch Klappenvorrichtungen geöffnet oder geschlossen werden kann. Besondere Muskeln, welche am Anfange des Tracheenstammes sich inseriren, dienen zur Bewegung der Klappen. Jeder Tracheenstamm löst sich früher oder später in einen Büschel kleinerer Aeste auf, aus denen wieder feinere, die Organe mit einem dichten Netze umspinnende Zweige hervorgehen. Die Art der Verzweigung und die Länge und Bildung der Aeste ist sehr verschieden, und durch Verbindung einzelner Tracheenstämme unter einander kann auch ein längs oder quer gerichtetes Röhrensystem den Körper durchziehen, aus dem erst secundär feinere Verzweigungen entspringen.

Durch die Tracheenverbreitung im Körper werden die Athmungsverhältnisse der Tracheaten wesentlich verschieden gestaltet von denen der mit Kiemen versehenen Crustaceen. Das zu respirirende Medium wird in ganzem Organismus vertheilt. Nicht nur die überall die Tracheenvertheilung umspülende Blutflüssigkeit kann den Gasaustausch im ganzen Körper vollziehen, sondern selbst an den Geweben kann ein unmittelbarer Athmungsact stattfinden, da die Tracheenvertheilung bis in diese hineindringt und sogar zu den Formelementen in Beziehungen tritt. Während bei den Kiemen das Blut die Athmungsorgane aufsucht, so suchen bei den Tracheen, wie Cuvier bezeichnend sich ausdrückte, die Athmungsorgane das Blut auf. Das gilt jedoch nicht für alle Fälle, indem durch eine Reduction der Tracheen eine Beschränkung und engere Begrenzung der respiratorischen Stellen stattfindet und damit die diffuse Athmung zu einer localen wird. Das Blut hat dann,

wie bei den Kiemen, die Athmungsorgane aufzusuchen. In dieser Weise beeinflusst das Verhalten der Tracheen den Kreislauf, dessen Organentfaltung besonders bezüglich der peripherischen Bahnen zu den Athmungsorganen im Verhältnisse gegenseitiger Abhängigkeit steht.

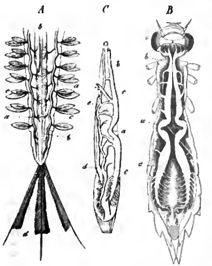
Ausser der Athmung verbinden sich mit dem Apparate der Tracheen noch andere Leistungen. Auch bei den Tracheen fehlt nicht die Beziehung zur Ortsbewegung, die bei den Kiemen durch directe Verbindung der Organe mit den als Locomotionswerkzeuge fungirenden Gliedmaassen ausgesprochen war. Das mit Luft gefüllte Röhrensystem dient der specifischen Erleichterung des Körpers und ist in dieser Beziehung bei den im Wasser lebenden Zuständen der Insecten von nicht minderem Belange als bei jenen, die sich des Fluges erfreuend, durch besondere Vorrichtungen eine Vermehrung oder Minderung des Luftvolums im Tracheensystem bewerkstelligen können.

Obschon die Aufnahme von Luft durch die Mündungen (Stigmata) des Tracheensystems eine regelmässige Erscheinung bildet[1], so ist sie doch keineswegs ausschliesslich. Bei vielen im Wasser lebenden Insectenlarven findet sich ein nach aussen geschlossenes Tracheensystem vor, das ich als den niedern Zustand und zugleich als den Vorläufer des nach aussen communicirenden betrachte (siehe die Anmerkung). Die meist in mehrere Längsstämme vertheilten Tracheen verzweigen sich allseitig ohne irgend mit Stigmen verbunden zu sein. Aus diesem Mangel einer offenen Verbindung mit dem umgebenden Medium ergibt sich, dass sie die im Wasser enthaltene Luft abscheiden und durch ihre Verästelungen im Körper verbreiten. Diese Einrichtung vermittelt somit den Uebergang von den übrigen im Wasser lebenden und blos den Sauerstoff der im Wasser enthaltenen Luft abscheidenden *Arthropoden (Crustaceen)* zu jenen, die in directer Weise die athmosphärische Luft in ihre Athemorgane einleiten. In Ansehung der Darstellung dieses Uebergangszustandes sind diese Einrichtungen von grosser Bedeutung. Sie repräsentiren den niedersten Zustand des Tracheenapparates, und bildeten vielleicht den Ausgangspunct für die Differenzirung der gesammten Einrichtung derart, dass den Metameren der Tracheaten ähnliche Einrichtungen zukamen. Das Auftreten der Stigmen möchte dann einer späteren Aenderung entsprechen, die erst mit dem Uebergange aus dem Leben im Wasser in das auf dem Lande auftrat. In der Anordnung dieses geschlossenen Tracheensystems lassen sich mehrere Formen unterscheiden, von denen ich folgende hervorhebe:

1) Eine Endverzweigung der von den grösseren Tracheenstämmen kommenden Aeste findet überall in reichlicher Weise unter der Körperoberfläche statt, so dass also der Austausch zwischen der Luft des Wassers und der Luft in den Tracheen durch das Integument hindurch sich einleitet. Keinerlei bestimmte Stellen des Körpers sind vorzugsweise zu speciellen Athmungsorganen umgebildet, so dass eigentlich das gesammte Integument als Athmungsorgan fungirt. Repräsentanten dieser Einrichtung liefern Larven mancher *Phryganeen* und vieler Mücken aus der Familie der *Tipuliden* (Corethra, Chironomus u. s. w.)

2) In einem anderen Falle erheben sich von der Körperoberfläche fadenförmige oder blattartige Fortsätze (Fig. 112. *A c*) in regelmässigen Abständen oder in Gruppen beisammensitzend, in welche Tracheen eindringen und sich namentlich bei einiger Flächenausbreitung dieser Anhänge reichlich verästeln. Man hat diese Bildung als »Tracheenkiemen« bezeichnet. Durch eine Vermehrung der Blättchen oder durch büschelförmige Gruppirung der Fäden kommt eine ansehnliche Vergrösserung der Oberfläche zu Stande, sowie auch durch die Bewegung der Blättchen ein beständiger Wechsel des umgebenden Mediums verursacht wird. Sowohl die den Athmungsprocess unterstützenden Bewegungserscheinungen als auch das allgemeine Verhalten dieser Tracheenkiemen erinnern an die Respirationsorgane der Krustenthiere. Fadenförmige Anhänge der hinteren Körpersegmente sind die Tracheenkiemen der *Sialiden*-Larven, sowie der unentwickelten Zustände der *Phryganeen*. Am ausgezeichnetsten sind die meist blattförmigen Tracheenkiemen, die an den ersten Segmenten des Abdomens der *Ephemeriden*-Larven angebracht sind. Zu beachten ist bei dieser Form der Athmungsorgane, dass sie gerade bei Insecten vorkommt, die nach ihrer ganzen Organisation eine niedere Stufe einnehmen, und dem noch nicht in einzelne Ordnungen differenzirten Stamm den Insecten am nächsten stehen, sowie sie auch zu den frühesten in der Erdgeschichte aufgetretenen Insectenformen gehören.

Fig. 112.



3) Eine dritte Form des geschlossenen Tracheensystems findet nach Reaumur's Entdeckung bei den Larven der Libellen ihre Vertretung, und stellt sich darin dar, dass der Enddarm zahlreiche blattartige in Längsreihen angeordnete Vorsprünge besitzt, in welchen die aus den grossen Seitenstäm-

Fig. 112. *A* Hintertheil des Körpers der Larve von *Ephemera vulgata*. *a* Langstracheenstämme. *b* Darmcanal. *c* Tracheenkiemen. *d* gefiederte Schwanzanhänge. *B* Larve von *Aeschna grandis*. Der dorsale Theil des Integuments ist entfernt. *a* Obere Längstracheenstämme. *b* Vorderes Ende derselben. *c* Hinterer, auf den Enddarm sich verzweigender Abschnitt. *o* Augen. Die mittlere Figur *C* stellt den Darmcanal derselben Larve von der Seite dar. *d* Unterer seitlicher Tracheenstamm. *e* Communication mit dem oberen Stamme. *a b c* wie in *B*.

men (Fig. 112. *B c*) des Tracheensystemes kommenden Aeste ausserordentlich reiche und feine Verzweigungen bilden. Durch die Bewegungen der mit einer Klappvorrichtung ausgestatteten Afteroffnung werden diese inneren Tracheenkiemenblätter beständig vom Wasser bespült und so die Athmung unterhalten. Dass diese Einrichtung, wenn sie auch gegenwärtig vereinzelt besteht, in grösserer Verbreitung sich getroffen haben wird, zeigen die im Enddarm der Insecten vorkommenden homologen Gebilde, von denen bereits oben (S. 408 und 410) die Rede war.

Die Zahl und Anordnung der Stigmata des offenen Tracheensystems bietet viele Modificationen. Bei den im Wasser lebenden Larven vieler Insecten bestehen nur zwei Stigmata am Hinterleibsende, die sehr häufig auf einem besonderen als Athemröhre bezeichneten Fortsatz stehen, und auch durch besondere Integumentgebilde ausgezeichnet sein können. Eine solche Athemröhre besitzen die Larven vieler Dipteren. Bei anderen kommen zu den zwei hinteren Stigmen noch zwei vordere, am zweiten Körpersegmente (bei den kopflosen Dipterenlarven), die gleichfalls zuweilen auf röhrenförmigen Verlängerungen stehen. Den meisten übrigen Larven kommt eine grössere Anzahl jederseits auf die einzelnen Metameren vertheilter Stigmen zu, die meist in der Mitte von Metameren liegen. Bei den ausgebildeten Insecten dagegen finden sich die Stigmen in der weicheren Membran zwischen zwei Metameren, zuweilen weit aufwärts gerückt, so dass sie, wie z. B. bei den Käfern, von den Flügeln bedeckt werden. Fast immer zeigen sich Verschiedenheiten von den früheren Zuständen, besonders bei den Insecten mit sogenannter vollkommener Verwandlung. Die geringste Zahl bieten die im Wasser lebenden Hemipteren, wo zwar ausser dem letzten, bei einzelnen (Nepa, Ranatra) in eine lange aus zwei Halbrinnen gebildete Athemröhre führenden Stigmenpaare, solche auch am Thorax bestehen, jedoch undurchbohrt erscheinen. Eigenthümlich verhalten sich die Thysanuren, bei denen Tracheen theilweise vermisst (Papirius), oder in abweichender Ausmündung angetroffen wurden. Das einzige Stigmenpaar mündet bei Smynthurus am Kopfe unterhalb der Antennen aus (Lubbock). Vier am Abdomen vorhandene Paare kommen bei Podura vor und führen zu zwei Längsstämmen. Durch die mehr dichotomische Verzweigung bietet der Verlauf dieser Tracheen Aehnlichkeiten mit jenem bei Myriapoden und Arachniden.

Bezüglich des Verhaltens der von den Stigmen entspringenden Tracheen ergeben sich zahlreiche Verschiedenheiten, von denen folgende Formen aufzuführen sind:

1) Aus einem Hauptstamme gehen einfache, unverästelte, blindgeendigte Röhren hervor.

2) Ein Hauptstamm verästelt sich in eine verschiedene Anzahl feinerer Röhren, deren Enden in die Gewebe der Organe eindringen.

3) Im Verlaufe der Tracheenverzweigungen eines Stammes bilden sich blasige Erweiterungen, die entweder perlschnurartig hinter einander liegen oder in traubenförmige Büschel gruppirt sind. Einzelne dieser »Tracheenblasen« können die Oberhand gewinnen und zu mächtigen Gebilden sich entfalten.

Durch mannichfaltige Combinationen dieser Formen, sowie durch das Auftreten von Längs- und Quer-Anastomosen zwischen den einzelnen Tracheenstämmen, sei es an je einer Seite oder des gesammten Systemes, entwickeln sich wiederum neue Formenreihen. Diese werden wieder theils durch übermässige Ausbildung des einen Abschnittes, theils durch Rückbildung oder gänzliche Verkümmerung des anderen in weitere Umbildungen übergeführt. Aus allen diesen verschiedenen Formen wird eine als die primitive zu betrachten sein, und als solche sehe ich die mit zwei Hauptstämmen an, welche verschieden mächtige Luftcanäle darstellen, während die Querverbindungen, gegen jene gehalten, nur wenig entwickelt sind. Auch an dieser Form ergeben sich Modificationen, theils durch Erweiterungen der Längsstämme, theils durch Besatz derselben mit verschieden verzweigten Tracheenbüscheln ausgedrückt. Wir finden diese Form vorzüglich bei Larven in Verbreitung, und auch in den niederen Abtheilungen der Insecten fortbestehen. So z. B. bei den Pseudoneuropteren, bei Orthopteren und Neuropteren; seltener sind die Längsstämme bei Käfern ausgeprägt. Je nach der Entwickelung des Flugvermögens sind an den Tracheenbüscheln verschieden grosse und dicht stehende blasenartige Erweiterungen vorhanden, die bei manchen Käfern (z. B. bei den Lamellicorniern) in unendlicher Anzahl vorkommen. In geringerer Zahl aber desto beträchtlicherer Grösse treten die Tracheenblasen bei anderen fliegenden Insecten, so bei Schmetterlingen, Hymenopteren und Dipteren auf. Bei den Hymenopteren ist häufig der ganze Längsstamm ausserordentlich erweitert, und bei den Dipteren nimmt ein Paar solcher Tracheenblasen zuweilen den grössten Theil der Abdominalhöhle ein.

Die Kenntniss des feineren Baues der Tracheen ist vorzüglich durch LEYDIG's Untersuchungen gefördert worden, daher das Nähere bei diesem Autor nachzusehen.

Die Stigmen der Insecten sind an ihren Rändern mit besonderen Sculpturen versehen, und besitzen häufig einen Haarbesatz, der das Eindringen von Fremdkörpern verhindert. Bei manchen Insectenlarven ist der Verschluss der Stigmen noch enger, indem er durch eine Chitinlamelle überkleidet wird, die entweder feine spaltartige Schlitze besitzt (z. B. Larven der Musciden) oder siebartig durchbrochen ist (Oestridenlarven, Larven der Lamellicornier).

Ob das geschlossene Tracheensystem ausschliesslich als Athmungsorgan fungirt, erscheint mir nicht sicher, vielmehr ist es mir wahrscheinlich, dass ihm auch eine hydrostatische Bedeutung zukomme. Eine andere Erwägung kann die Frage aufwerfen, ob nicht für die ersten Bildungszustände des Tracheensystems die letztere Function die wichtigere, und die respiratorische die untergeordnete ist. Die Athmung selbst würde dann, ähnlich wie bei vielen Krustenthieren, theils an der ganzen Körperoberfläche, theils an den Tracheenkiemen, wo solche bestehen, vor sich gehen, und letztere würden dabei unbeschadet der in ihnen stattfindenden Luftröhrenverzweigungen die Rolle wahrer Kiemen spielen in jenen Fällen, wo sie lamellöse Fortsätze bilden und damit zur Vertheilung einer grössern Menge Blutes geeignet sind. Die ersten Anfänge der Tracheenbildung würden so noch nicht im Dienste der Athmung stehen, und erst später zu demselben gelangen, ähnlich wie die Schwimmblase der Fische zum Athemorgan der höheren Wirbelthiere wird.

Die Verbreitung von Tracheenkiemen bei Insectenlarven erstreckt sich über mehrere Ordnungen, und ist bei den *Pseudo-Neuropteren* und *Neuropteren* am mannichfaltigsten. Die oben beschriebenen Tracheenkiemen des Enddarms finden sich bei Larven von Li-

beltula und Aeschna. Die respiratorische Bewegung der Klappen vermittelt die Schwimmbewegung, indem das Thier das jedesmalige Austreiben des Wassers als eine vis a tergo zu benutzen vermag. (Ueber das Verhalten dieser Kiemenblätter sowie des Tracheensystems vergl. L. Dufour, Ann. sc. nat. III. xvii. S. 76). Agrion-Larven besitzen drei vom Hinterleibsende entspringende Kiemenblättchen. Blattförmige Tracheenkiemen bieten die Larven der Ephemeriden, zuweilen mit büschelförmig angeordneten Fäden wechselnd (Boetis), oder es sind die Blätter selbst mit Fäden besetzt (Ephemera vulgater). Sie entspringen stets von der Rückenfläche der 6—7 vordern Abdominalringe. Bei den Perliden-Larven finden sich drei oder vier Paar Buschel fadenförmiger und verästelter Tracheenkiemen, davon die drei ersten dem Thorax angehören, das letzte dem Ende des Abdomens. Verschiedene Ausbildungsgrade bieten diese Kiemenfäden bei den Phryganeen dar. Sie besetzen hier das Abdomen. Bald sind sie in Büschel vereinigt, bald vereinzelt, oder nur an einzelnen Segmenten vermehrt. Manchen fehlen sie gänzlich. Einfach aber gegliedert sind die 7—8 Kiemenfäden bei Sialis. Unter den Coleopteren sind fadenförmige Tracheenkiemen am Abdomen bei Gyrinuslarven beobachtet, und unter Lepidopteren bei den Raupen von Nymphule stratiotalis solche in Büscheln gruppirt. Ueber diese mannichfaltigen Organe geben vorzüglich die älteren Monographien von Swammerdam, Rösel, De Geer, von neueren Pictet (op. cit.) genaue Darstellungen. Während diese Tracheenkiemen bei allen bisher erwähnten Insecten vorübergehende Bildungen sind, und beim vollkommenen Insecte verschwinden, kennen wir durch Newport auch ein geflügeltes Insect aus der Ordnung der Neuropteren (Pteronarcys regalis), welches sowohl am Thorax als auch am ersten Abdominalsegmente mit (13 Paar) Büscheln feiner, einfacher, aber ungegliederter Kiemenfäden versehen ist, die über den Oeffnungen der Stigmata entspringen. Wenn auch aller Wahrscheinlichkeit gemäss diese Gebilde die Homologa von Tracheenkiemen vorstellen, so fungiren sie doch schwerlich als Athmungsorgane, da den Stigmen eine unmittelbare Füllung des Tracheensystems gestattet ist. (Ann. Nat. hist. XIII. S. 21. Trans. Linn. Soc. XX.)

Die Frage nach den Vergleichungsobjecten dieser Apparate in anderen Abtheilungen des Thierreiches kann nicht befriedigend beantwortet werden. Es ist vielmehr wahrscheinlich, dass hier Einrichtungen bestehen, die erst innerhalb der Abtheilung der Tracheaten auftraten, und zwar ergeben sich hiebei für die Insecten die niederen Zustände in dem geschlossenen Tracheensystem. Die Umwandlung derselben in ein offenes ist sehr schwer zu verstehen, doch kann man in den als Tracheenkiemen bezeichneten Anhängen den Schlüssel dazu finden. Nimmt man an, dass von jedem der beiden primitiven Längsstämme nach den von den einzelnen Metameren aus entstehenden Anhängen Tracheen sich verzweigen, so können jene wohl zuerst als Gliedmaassen auftretenden Anhänge allmählich eine respiratorische Bedeutung erhalten. Dies wird in demselben Maase stattfinden als die Beziehung zum Tracheensystem eine innige wird. Unter Aenderung der Lebensverhältnisse beim Uebergange vom Leben im Wasser in das aufs Trockene, wird ein Verlust der zu Kiemen umgewandelten Anhänge mit dem ersten Häutungsprocesse stattzufinden haben, so dass an der Austrittsstelle des zum Kiemenblättchen gelangenden Tracheenastes eine Oeffnung, das Stigma, sich vorfindet.

Die Bildung der Stigmen wäre also nach meiner Hypothese aus einer Anpassung an ein neues Medium, die Luft, entstanden, und als eine Voraussetzung dieses Vorganges müssten die Tracheenkiemen angesehen werden. Diese Auffassung gründet sich auf die Thatsache, dass ein Zusammenhang zwischen den Stigmata und den Körperanhängen (nämlich den Flügeln) allerdings besteht, insofern nämlich die Larven der Käfer, Schmetterlinge, Hymenopteren und die mit einem Kopfe versehenen Larven der Dipteren am Meso- und Metathorax, also an jenen Metameren, an denen später Anhangsgebilde entstehen, keine Stigmata besitzen. Diese bekannte über sonst so sehr verschiedene Abtheilungen der

Insecten verbreitete Thatsache, halte ich für höchst wichtig, da sie für das gemeinsame Verhalten auch eine gemeinsame Ursache annehmen, und diese eben in der Beziehung der genannten Metameren zu den Flügeln auffinden lässt. Hiebei hat man noch zu erwägen, dass denselben Metameren bei den Ephemeriden etc. keine Tracheenkiemen zukommen, dass also die Flügel Gebilde sind, welche an der Stelle von Tracheenkiemen entstehen. Wenn man die Uebereinstimmung der einfachern Flügelform, z. B. jene von Dipteren, mit den Kiemenblättchen mancher Ephemeriden beachtet hat, so erscheint jene Homodynamie keineswegs befremdend. Das spätere Auftreten der Flügelanlagen, im Vergleich zum Auftreten der Tracheenkiemen muss dabei durch die Differenzirung erklärt werden, die bereits zwischen jenen homodynamen Organen eingetreten ist. Dieser Ableitung der Flügel von Tracheenkiemen oder ähnlichen Anhängen, und der Stigmenbildung von dem Verluste dieser Anhänge, steht das Factum entgegen, dass bei ausgebildeten Insecten, dann bei Larven von Orthopteren etc., auch die flügeltragenden Metameren mit Stigmen versehen sind, die also hier nicht als Narben von abgefallenen Gliedmaassen gedeutet werden können. Hiegegen mag angeführt werden, dass jene Körperanhänge bekanntlich auch mehrfach an jedem Metamer vorkommen können, dass aber vor Allem eine an den Imagines auftretende Eigenschaft viel mindern Werth hat, als eine vielen Larven gleichmässig zukommende Eigenthümlichkeit, denn bei den letzteren sind wir viel eher berechtigt, vom gemeinsamen Ahnen ererbte Einrichtungen erwarten zu dürfen, als am ausgebildeten Zustande, bei dem das für die engere Abtheilung Erworbene zur Erscheinung kommt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass in jener Richtung angestellte Untersuchungen an der Larve von Neuropteren und Pseudo-Neuropteren für die vorgelegte Hypothese weitere Belege zu Tage fördern werden.

Die Aufnahme von Luft ins offene Tracheensystem sowie das Austreiben derselben, somit die Erneuerung des Luftinhaltes besorgen regelmässige Bewegungen, die an den Leibesringen vor sich gehen. Durch Erweiterung und Verengerung der Abdominalhöhle wird das Tracheensystem gefüllt oder entleert. Den Verschluss der Stigmen, wie er z. B. während des Flugs stattfindet, bewirkt die ihnen eigene Muskulatur, die mit sehr mannichfaltigen Vorrichtungen verbunden ist. Ueber die Respiration der Insecten vergl. Newport (Phil. Trans. 1836); Detailuntersuchungen über den Tracheenverschluss der Insecten lieferte Landois (A. A. Ph. 1866. S. 444).

Die Stigmata bieten in Form und Grösse reiche Verschiedenheiten dar. Eigenthümlich ist das Vorkommen zahlreicher Oeffnungen an der Stelle eines Stigma. Die Larven der Lamellicornier bieten daselbst eine Chitinplatte dar, die an der Peripherie siebartig durchbrochen erscheint. Hier entspringt von einem Stigma eine Anzahl von Tracheenstämmchen. Eine andere Modification besteht in der Bildung von Athemröhren, welche von den Oeffnungen der Stigmen ausgehen und den verschiedensten Verhältnissen der Lebensweise angepasst sind. Dies ist vornehmlich an den Larven von Dipteren ersichtlich, wo die verschiedenartige Beschaffenheit des Aufenthaltsortes einen unendlichen Reichthum von Einzeleinrichtungen hervorbringt.

§ 139.

Mit den Insecten theilen die *Myriapoden* die allgemeine Einrichtung des Tracheensystems. Die entweder an der Bauchfläche oder mehr seitwärts gelagerten Stigmata führen in Tracheenstämme, der in der Regel nach der Zahl der Segmente vertheilt, in geringerer Anzahl jedoch bei den Scolopendern vorkommen. Am einfachsten verhalten sich die Tracheen bei Julus. Von jedem Stigma erhebt sich ein Tracheenbüschel, das sich ohne jede Verzwei-

gung zu den Eingeweiden vertheilt. Bei Glomeris dagegen bieten die Tracheen Verzweigungen, und bei den Chilopoden gehen die Tracheen sowohl Längs- als Queranastomosen ein, und erreichen damit die gleiche Anordnung wie bei vielen Insecten.

Bedeutendere Modificationen zeigen die *Arachniden*. Tracheen in Gestalt von einfachen oder verzweigten Röhren finden sich nur bei einem Theile derselben. Wir treffen sie bei den Milben, von denen jedoch viele der gesonderten Athmungsorgane gänzlich entbehren. Der Reduction des ganzen Körpers entspricht das einzige Stigmenpaar, welches bei manchen (z. B. bei Thrombidium holosericeum) weit nach vorne gerückt ist. Aehnlich verhalten sich die Opilioniden, deren Tracheen reiche Verzweigungen darbieten. Drei Paare von Stigmen besitzen die Galeoden; ihr Tracheensystem schliesst sich durch Entwickelung seitlicher Längsstämme unter allen Arachniden am engsten an das der Insecten an.

Bei den übrigen Arachniden bestehen diese Tracheen entweder nur theilweise und ein Theil der Tracheenstämme hat sich in eigenthümlicher Weise umgebildet, oder sie sind sämmtlich modificirt. Ein vom Stigma entspringender Tracheenstamm bildet für die Umbildungen den Ausgangspunct. Ein solcher Stamm theilt sich bald nach seinem Ursprunge von einem Stigma in eine Anzahl breiter, abgeplatteter Lamellen, die wie die Blätter eines Buches aneinander gelegt sind. Jede Lamelle, deren Inneres mit dem gemeinsamen Stamme communicirt, empfängt von da aus ihre Luftfüllung, sie ist nichts anderes, als ein verkürzter aber verbreiterter Tracheenast, und das Ganze entspricht damit einem Tracheenbüschel. Diese Modificationen hat man, in nicht richtiger Betonung eines gewissen gegensätzlichen Verhaltens zu den Tracheen, als »Lungen« bezeichnet. Solche T r a c h e e n l u n g e n besitzen die *Araneen* und *Scorpione*. Die ersteren zeigen sie in Verbindung mit Tracheen, die jedoch unverästelt sind, und damit als Verlängerungen der bei den andern als Lamellen erscheinenden Gebilde sich darstellen. Die Zahl der stets am Abdomen liegenden Stigmen beläuft sich bei den Araneen auf 1—2 Paare. Vier Paar Tracheenlungen besitzen die Scorpione.

Bei den Chilopoden alterniren in der Regel stigmenlose und stigmentragende Körpersegmente (Lithobius, Scolopendra), dagegen besitzt Geophilus an jedem Segmente ein Stigmenpaar. Durch die unverästelten Tracheen der Juliden wird an die Tracheenlungen der Arachniden erinnert. Von den Milben ist Sarcoptes tracheenlos. Auch die Pentastomen entbehren der Tracheen, sowie die Tardigraden und die Pycnogoniden. Bei gewissen im Wasser lebenden Milben (Hydrachna, Limnochares) scheint die Füllung des Tracheensystems mit Luft wie bei den Insectenlarven mit geschlossenem Tracheensystem zu Stande zu kommen.

Unter den Araneen besitzen die Vogelspinnen (Mygale) zwei Paar Tracheenlungen, bei andern wird das hintere Paar durch Tracheenbüschel vertreten, wie bei Segestria, Dysdera und Argyroneta, und diese Tracheen vertheilen sich unverästelt durch den ganzen Körper, sind auch durch den Mangel des Spiralfadens in der Chitinauskleidung ausgezeichnet. In geringerer Verbreitung finden sich die hintern Tracheenbüschel bei Salticus und Microphantes, welche Rückbildung endlich zu solchen Fällen führt, wo, wie bei den meisten übrigen Araneen, ausser dem Tracheenlungenpaare noch ein weit nach hinten gerücktes Tracheenpaar besteht, welches sich aus wenigen einfachen platten

Röhren zusammensetzt. (Vergl. v. Siebold, vergl. Anat. S. 535). Von den Scorpionen besitzen die Phryniden zwei Paar Tracheenlungen, wodurch sie sich von den achten Scorpionen unterscheiden. Die Tracheenlungen der letzteren nehmen die vier ersten Abdominalsegmente ein. Die Zahl ihrer Lamellen ist eine sehr beträchtliche, gegen 60—100 nach L. Dufour. (Ueber den Bau der Tracheenlungen und deren Homologie mit den Tracheen vergl. R. Leuckart, Z. Z. I. S. 246).

Excretionsorgane.

§ 140.

Unter die Excretionsorgane müssen wir bei den Arthropoden eine Anzahl von Organen bringen, welche theils in ihrer morphologischen Beziehung einander fremd, theils in ihren Leistungen für den Organismus gar nicht oder wenig erkannt sind. Es liegt daher hier keineswegs eine abgeschlossene nur verschiedene Modificationen bietende Reihe eines Apparates vor. Organe, welche die auf dem Wege des Stoffwechsels erzeugten Ausscheideproducte aus dem Organismus abscheiden, sind bereits beim Darmcanal, mit dem sie als Anhänge verbunden waren, zur Vorführung gekommen. Bei den Tracheaten erscheinen solche Organe in grösster Verbreitung, in Gestalt der in den Enddarm mündenden Malpighi'schen Gefässe. (S. 415.)

Bei den Krustenthieren sind keine hierher bezüglichen Organe in grösserer Ausdehnung mit Sicherheit zu erkennen, denn nur bei Larven von Copepoden besteht vorübergehend ein analoger Excretionsapparat, in Verbindung mit dem Ende des Mitteldarmes (S. 404).

Dagegen trifft sich in dieser Classe ein anderes, in seinen functionellen Beziehungen zwar noch räthselhaftes Organ in grosser Verbreitung, welches wir den bei Würmern beschriebenen Schleifencanälen anschliessen und als eine aus niedern Zuständen auf die Krustenthiere vererbte Bildung betrachten. Wenn sich auch das eine bestimmen lässt, dass es zuweilen als Drüse gebaut ist, so bleibt dagegen unbestimmt, ob seine Function eine excretorische ist. Für die Annahme, dass ihm in den einzelnen Abtheilungen der Crustaceen verschiedene, und zwar sehr von einander abweichende Functionen zukommen möchten, sprechen einige Thatsachen. Diese Divergenz der Verrichtung spricht nicht minder für einen seit Langem vererbten Zustand. Das Drüsenorgan besteht jederseits aus einem mehrmals gewundenen unter dem Integumente des Kopfes gelagerten Canale, der einen dünnen Ausführgang gegen die Basis der äusseren Antennen schickt. Bei den Entomostraken ist das Organ in den meisten Abtheilungen nachgewiesen. Es begleitet hier die Duplicaturen des Integumentes, welche als Mantellamellen sowohl bei Ostracoden als auch vielen Branchiopoden eine Schale um einen grösseren oder kleineren Theil des Körpers herstellen, und wurde wegen seiner Einlagerung in diese Duplicaturen »Schalendrüse« benannt (vergl. oben Fig. 100. *g*). So lagert sich der Körper der Drüse in die Schalenduplicatur der Daphniden ein, ebenso in das Kopfschild bei Apus, und in die Schalenklappen der Limnadiaceen. Weniger ausgedehnt trifft man die Schalendrüse bei den Copepoden. Die Schizopoden haben den Drüsenkörper in den Basaltheil der Antennen ge-

lagert mit deutlicher Ausmündung erkennen lassen, sowie unter den Decapoden dasselbe Organ beim Flusskrebs unter dem auf seine Färbung bezüglichen Namen der »grünen Drüse« seit Langem bekannt, und auch bei anderen sowohl lang- als kurzschwänzigen Krebsen nachgewiesen ist.

Diesen Organen darf wohl noch ein anderer Drüsenapparat angereiht werden, der den *Cirripedien* in den sogenannten »Cementdrüsen« zukommt. Er besteht bei den Lepadiden aus zwei hoch oben im Stiele gelegenen Drüsen, welche in einen den Stiel durchsetzenden Ausführgang übergehen, und am untern Stielende sich öffnen. Bei den Balaniden ist dieser Drüsenapparat viel complicirter und stellt, indem in jeder neuen Periode des Wachsthums ein Paar neuer Drüsen hinzukommen, einen zierlichen Drüsencomplex vor, welcher der Basalmembran, oder der Basalplatte des Gehäuses auflagert. Jede Drüse gibt zwei Gänge ab, die mehrmals sich theilen und unter einander und mit den benachbarten anastomosirend, im Umkreise der Basis ihre Mündungen besitzen. Diese Organe sollen mit ihrem Secret zur Befestigung des Thiers auf seine Unterlage dienen. (Darwin.)

Eine andere Drüsengruppe begreift die Spinnorgane der Araneen. Sie werden von Drüsen gebildet, die im Abdomen lagernd, auf mehreren Paaren unterhalb der Afteröffuung angebrachter Warzen (Spinnwarzen) ausmünden. Das hier entleerte und an der Luft zu einem Chitinfaden erstarrende Secret bildet den Faden des Gewebes der Spinnen. Die Drüsen unterscheiden sich nach ihrem Bau in mehrere Arten, deren bis zu fünf vorkommen können, und die bald gleichmässig auf alle Spinnwarzen vertheilt sind, bald nur einzelnen derselben zukommen. Jede der Spinnwarzen ist mit einem platten Ende versehen (dem Spinnfelde), auf welchem eine beträchtliche Anzahl feiner die Ausführgänge der Spinndrüsen aufnehmender Röhrchen steht, die das Secret als feinsten Faden ergiessen und denselben mit denen der andern Spinnröhrchen zu einem Faden sich verbinden lassen.

Ein durch die Beschaffenheit seines Secretes ähnlicher Apparat findet sich bei den Larven vieler *Insecten*. In den Larven von Schmetterlingen, von manchen Käfern und Hymenopteren liegt neben dem Darme ein Paar langer, meist gewundener Drüsenschläuche, deren dünne Ausführgänge neben dem Munde, an der Unterlippe, sich öffnen. Durch letzteren Umstand wird verboten, sie den Speicheldrüsen zuzurechnen. Ihr Secret liefert den Seidenfaden der Gespinnste dieser Larven. Vor dem Eintritte des ruhenden Puppenzustandes bieten diese »Spinngefässe« (Serictarien) den höchsten Grad ihrer Ausbildung dar; nach der Fertigung des Gespinnstes erliegen sie einer Rückbildung.

Endlich sind hier noch besondere Giftorgane zu erwähnen, die vielleicht aus Modificationen von Hautdrüsen hervorgingen. Solche finden sich bei den *Arachniden* verbreitet. Bei den Araneen werden sie durch zwei längliche Schläuche gebildet, die von einer Muskellage umgeben, in der Kopfbrust vor der Basis des Klauenfühlers lagern und ihren Ausführgang an der Spitze des letzteren ausmünden lassen. Auch das im letzten Segmente der

Scorpione liegende und am Ende des hakenförmigen Stachels ausmündende Drüsenpaar gehört der Wirkung seines Secretes nach hierher.

Die bei manchen *Insecten* am Ende des Abdomen angebrachten Giftapparate werden bei den Geschlechtsorganen eine Stelle finden, da die mit ihnen verbundenen Stachelbildungen etc., sowie zum Theile auch die Drüsenorgane aus Modificationen der Geschlechtswerkzeuge hervorgehen. Anderer in der Nähe des Afters ausmündender Drüsen der Insecten ist bei den Hautdrüsen (S. 357) Erwähnung geschehen.

Ausser der Function sind besonders die Verhältnisse des Ausführganges der Schalendrüse noch wenig festgestellt. Man konnte daher dem Organ jede Ausmündung absprechen, und noch jetzt wird vielfach eine Fortsetzung des Canals als »Ausführgang« beschrieben, ohne dass eine offene Mündung nachgewiesen ward. ZENCKER hat die Drüse zuerst bei den Copepoden erkannt. Für die Daphniden hat sie LEYDIG sehr genau beschrieben, und zugleich mit dem homologen Organe der Branchiopoden und der grünen Drüse des Flusskrebses in Zusammenhang gebracht (Daphniden. S. 23). Derselbe wies das Organ auch bei Gammarus nach, und vermuthet in dem Paare blattförmiger Rückenanhänge der Embryonen von Asellus aquaticus das gleichartige Gebilde. Bei den niederen Malocostraken ist das Organ durch CLAUS bekannt geworden, der es bei Leucifer und Sergestes beschrieb, und auch bei Phyllosoma entdeckte (Z. Z. XIII). Es erscheint hier anfänglich als ein kolbiges Säckchen am Grunde der äusseren Antenne, und geht allmählich durch Läppchenbildung in einen complicirteren Bau über. Diesem entspricht der Bau der »grünen Drüse« bei den übrigen Decapoden, wo der Zusammenhang mit einer an der Basis der äussern Antenne liegenden, bald als Gehör-, bald als Geruchsorgan gedeuteten Grube zu vielerlei Meinungen geführt hat. Die grosse Verbreitung dieses Organs lässt auf tiefere Beziehungen desselben zum Organismus der Crustaceen schliessen, und macht mehr als wahrscheinlich, dass es bereits den Stammformen angehört haben muss. Wir gewinnen daraus eine Berechtigung auch bei denjenigen Crustaceen, bei denen ein der Schalendrüse homologes Gebilde nicht erkannt wurde, darnach zu suchen, und in dieser Beziehung habe ich oben die Cementdrüsen der Cirripedien mit hier angeführt, obgleich Mancherlei dieser Vergleichung im Wege zu stehen scheint. Ausser der von DARWIN angeführten Verbindung mit dem weiblichen Geschlechtsapparat, die von KROHN (Arch. Nat. XXV. S. 355) aufgeklärt wurde, ist es die Ausmündung dieser Drüsen an der Basis der inneren Antennen, welche der Zusammenstellung mit der an den äusseren Antennen mündenden »grünen Drüse« der Decapoden entgegensteht. Erwägen wir jedoch, dass die Ausmündung der Schalendrüse gerade bei den Entomostraken noch wenig sicher ist, und dass eine Aenderung der Ausmündungen homologer Drüsenorgane, wie z. B. des Geschlechtsapparates, keineswegs selten erscheint, so wird dadurch jener Vergleichung das wichtigste Hinderniss entzogen werden. So mögen hier bei den Cirripedien-Drüsen eine zur ersten Befestigung des Thieres verwendete Kittsubstanz absondern, indess sie bei anderen Entomostraken diese Bedeutung nicht besitzen und in anderer Function verwendet sind. Eigenthümlich ist, dass diese zur ersten Befestigung der Cirripedien beitragenden Organe bei den verwandten Rhizocephalen zu fehlen scheinen. Dabei könnte man die Frage aufwerfen, ob zwischen den verästelten »Wurzeln« der Rhizocephalen und jenen sogenannten »Cementdrüsen« nicht ein Zusammenhang besteht, derart, dass die ersteren aus Umbildungen der letzteren hervorgingen? Die Ausdehnung der Schalendrüsen in die Schalen- oder Manteldupliciaturen bei den Branchiopoden lässt sie von einem ansehnlichen Blutstrom umspült werden (vergl. besonders ZADDACH bei Apus), welches Verhalten von LEYDIG gewiss mit Recht für die Beurtheilung der Organe mit in Anschlag gebracht wurde, wenn auch die Qualität der Excretion dadurch nicht bestimmt werden kann.

Die Spinndrüsen der *Araneen* werden nach ihrem Baue in cylindrische, schlauchförmige, gelappte, verästelte und knotige unterschieden, so dass das den Faden bildende Secret wahrscheinlich aus verschiedenen, von den einzelnen dieser Drusen stammenden Substanzen sich zusammensetzt. Die Combinationen der einzelnen Drüsen an den Spinnorganen scheinen mannichfaltig zu sein. Die Zahl der Spinnwarzen beträgt bei Mygale zwei, bei den übrigen Araneen drei Paare, nur bei einigen Arten von Clubiona und Drassus kommt vor jenen noch ein verschmolzenes viertes Paar vor. Die Spinnröhrchen oder Spinnspulen sind meist ausserordentlich zahlreich vorhanden. Auf einem Spinnfelde bei Segestria kommen gegen 100, bei Tegenaria gegen 400, und bei Epeira sogar über 1000 vor. Diese Gebilde scheinen übrigens auch sonst vielfach zu variiren und nehmen erst mit dem Alter des Thieres zu. Vergl. Blackwall, Trans. Linn. Soc. XVIII. S. 219, ferner über den feineren Bau der Drusen H. Meckel, A. A. Ph. 1846. S. 50. Oeffinger, Arch. f. micr. Anat. II. S. 1.

Organe der Fortpflanzung.

Geschlechtsorgane.

§ 141.

Die bei den Würmern nur in einzelnen Abtheilungen vorhandene Trennung des Geschlechtes auf verschiedene Individuen ist bei den Arthropoden zur Regel geworden, und nur bei einigen wenigen eine niedere Stufe einnehmenden hat sich die hermaphroditische Bildung erhalten. Bei vielen erstreckt sich die Trennung noch auf äussere Theile, auf den Umfang und die Beschaffenheit des Körpers. Die Vermehrung wird ausschliesslich durch den Geschlechtsapparat besorgt, und was man bei den Arthropoden als ungeschlechtliche Vermehrungsweise bezeichnet, wie die Erscheinungen der Parthenogenesis und des Generationswechsels hat in allen Fällen seinen Ausgang von geschlechtlicher Differenzirung und kann morphologisch mit den Vermehrungsweisen durch Theilung, Sprossung oder Knospenbildung nicht verbunden werden. Selbst die bei gewissen Dipterenlarven (Cecidomyia) vorhandene Art der Vermehrung, die man gleichfalls als Generationswechsel betrachtet, setzt eine geschlechtliche Differenzirung voraus. Die sich bildenden Keime gehen nämlich aus der Anlage der Geschlechtsdrüse hervor, und damit fällt jeder Grund weg, diese Vermehrung als eine ungeschlechtliche zu betrachten.

Als Bildungsstätte der Geschlechtsproducte, sowie zur Ausbildung derselben bestehen stets gesonderte Organe, die entweder einfach oder doch in nur einem Paare vorhanden und in der Regel symmetrisch angeordnet sind. Hierdurch gibt sich selbst in den niederen Classen der *Arthropoden* vollkommenere Organisation zu erkennen, als in den oberen Abtheilungen der Würmer. Die Centralisation des Organismus ist auch hierin vollständiger geworden. Hauptstücke des Geschlechtsapparates bilden, wie auch sonst, die Keimdrüsen und ihre Ausführgänge. Durch sehr mannichfaltige Verhältnisse der Brutpflege hervorgegangen, aus Anpassungen an die verschiedensten Lebensbedingungen, treffen wir bedeutende Complicationen der Structur im Verlaufe der Ausführwege angebracht, so dass nur in den sel-

tensten Fällen eine Einfachheit jener Organe vorhanden ist. An beiden Apparaten drücken sich diese Complicationen vor Allem durch Verlängerung der Ausführwege aus, und durch Differenzirung derselben in einzelne verschieden fungirende Abschnitte. Endlich werden bei vollkommenerem Grade der Arbeitstheilung einzelne Abschnitte in accessorische Organe umgewandelt. Diese sind dann nicht mehr blosse Theile der Ausleitegänge, sondern treten als selbständige Anhangsgebilde auf. Zum Theil ergeben sich hier ähnliche Verhältnisse wie bei manchen Würmern, doch ist diese Uebereinstimmung mehr eine Folge gleichartiger, aus denselben Grundbildungen hervorgegangener Veränderungen, als durch Vererbung entstanden. Für die weiblichen Organe treffen wir einen immer erweiterten Theil der Ausführwege in der Function als Uterus. In demselben nehmen die Eier eine weitere Ausbildung, und werden in der Regel auch noch mit einer Umhüllung, der Schale, versehen. Der letztere Umstand setzt eine drüsige Structur der Wandung voraus, und kann zu drüsigen Anhangsgebilden dieses Abschnittes hinüberführen. Die Befruchtung erfolgt mit Ausnahme der festsitzenden Cirripedien durch Begattung. Dem entsprechend, findet sich näher oder entfernter vom Endabschnitte ein Raum zur Aufnahme des Sperma, das Receptaculum seminis, bald durch einen Theil der Ausführwege selbst gebildet, bald durch eine eigene Ausbuchtung, bald endlich durch selbständige Anhangsgebilde vorgestellt.

Wo die Eier nicht frei abgesetzt, sondern wie das hier häufig der Fall ist, entweder untereinander oder an andere Gegenstände befestigt werden, fügen sich noch Kittsubstanz liefernde Drüsen dem Ausführgange zu, sowie endlich beim Vorhandensein besonderer Begattungsorgane des Männchens, Räume des weiblichen Apparates zur Aufnahme derselben ausgebildet sind. Ausnehmend mannichfach sind die Organe, welche zum Bergen und zum Schutze der bereits aus dem Körper getretenen Eier verwendet werden. Häufig bietet ein Theil der Gliedmaassen, besonders bei Krustenthieren, dem entsprechende Modificationen. Aber auch ganze Körperregionen können zu Bruthältern umgewandelt sein. Ein grosser Theil der Verschiedenheit der weiblichen von den männlichen Individuen, verdankt diesen Beziehungen zur Brutpflege seine Entstehung. Endlich ist noch als ein auf alle Theile des weiblichen Apparates modificirend wirkender Umstand die Quantität der producirten Eier in Anschlag zu bringen, indem aus einer beträchtlichen Vermehrung nicht blos Erweiterungen der ausleitenden Räume, sondern auch vielfältige Umänderungen aller accessorischen Organe entspringen.

Dem weiblichen Apparat gegenüber verhält der männliche sich einfacher. Erweiterungen des Ausführweges (vas deferens) dienen als Behälter für das abgesonderte Sperma (vesicula seminalis); Anhangsdrüsen, oder einfacher die Wandungen der Ausführwege mischen dem Sperma noch besondere Secrete zu, deren Bedeutung nur dann erkennbar ist, wenn dadurch die Samenelemente in Massen vereinigt und als Samenpaquete (Spermatophoren), denen sogar eine besondere Hülle zugetheilt werden kann, an oder in die weiblichen Organe übertragen werden. Wo nicht das ausstülpbare Ende

der Ausführwege zur Begattung dient, finden sich besondere Copulationsorgane, an deren Herstellung bald die Gliedmaassen (Krebse), bald ganze Leibessegmente (Insecten) sich betheiligen. Den Gliedmaassen kommen überdies noch manche andere Beziehungen zum Geschlechtsapparate zu, indem sie als Organe zum Einfangen und Festhalten der Weibchen dienen, und damit in Verbindung stehende Umbildungen aufweisen.

§ 142.

Unter den *Crustaceen* treffen wir bei den *Cirripedien* Zwitterbildungen an, doch besitzt ein Theil dieser Ordnung getrennte Geschlechter. Sowohl Hoden wie Eierstöcke sind vielfach verästelte Schläuche, die nur durch ihre verschiedene Lagerung sich von einander äusserlich unterscheiden. Die Ovarien liegen bei den Lepadiden in dem durch eine Ausstülpung des Mantels gebildeten Stiele verborgen und münden jederseits mit einem Oviducte in die Mantelhöhle aus. Bei den *Balaniden* sind sie in den Mantel eingebettet. Die männlichen Zeugungsdrüsen sind in beiden Familien um den Tractus intestinalis gelagert und vereinigen sich an jeder Seite zu einem Vas deferens, welches, den Enddarm begleitend, sich schliesslich je mit dem der andern Seite verbindet und an dem Ende des Postabdomens ausmündet.

Bei den übrigen getrennt geschlechtlichen Crustaceen bietet die Einrichtung von beiderlei Apparaten einen hohen Grad der Uebereinstimmung dar. Nach dem Verhalten der Keimdrüsen lassen sich zwei verschiedene Formen des Geschlechtsapparates unterscheiden, indem sie bei der einen unpaar, bei der andern dagegen paarig vorhanden sind. Durch Verbindung zweier Keimdrüsen zu einem äusserlich unpaaren Organe, und durch verschiedengradiges Auseinanderweichen erscheinen diese beiden Typen unter einander in Verbindung. Die durch unpaare Keimdrüse ausgezeichnete Form treffen wir bei den freilebenden *Copepoden*. Ovarium oder Hoden (Fig. 143. *t*) liegt hier in der Medianlinie auf dem Mitteldarm (*v*). Das Ovar sendet jederseits einen Eileiter ab, der entweder einfach nach hinten verläuft, oder an seinem Endabschnitte mehrfache als Uterus fungirende Windungen bildet (parasitische Copepoden), oder auf seinem ganzen Wege mit vielfachen Ausbuchtungen (Fig. 144. *B*) zur Aufnahme der Eier besetzt ist (Corycäiden). Der kurze Endabschnitt ist entweder in seinen Wandungen drüsig, oder es sitzt ihm eine besondere Kittdrüse an. Eine Erweiterung dieses Endabschnittes fungirt als Receptaculum seminis, welches auch in vielen Fällen, z. B. bei den Parasiten, einen zur Aufnahme des Sperma mit

Fig. 143.

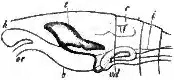


Fig. 143. Darm und männlicher Geschlechtsapparat von *Pleuroma*. Seitliche Ansicht. *oe* Munddarm. *v* Mitteldarm. *h* Unpaarer Blindsack. *i* Enddarm. *c* Herz. *t* Hoden. *vd* Gewundenes Vas deferens. Nach Claus.

selbständiger Mündung versehenen besonderen Abschnitt vorstellen kann. Bei vielen parasitischen Copepoden ist das Ovarium doppelt; beide Ovarien sind aber häufig einander genähert. Aehnliches bietet sich bei den männlichen Copepoden, von denen die freilebenden einen einfachen Hoden besitzen. Bei den Corycäiden jedoch ist er in zwei Hälften getrennt, jede in ein besonderes Vas deferens übergehend. Diese beiden Samenleiter bestehen übrigens nicht bei allen. Bei manchen Familien ist der rechte verschwunden. Das häufig gewundene Ende des Samenleiters (Fig. 313. *vd*) dient als Samenblase, in der die Bildung der Spermatophoren geschieht.

Bei den *Branchiopoden* liegen die Keimdrüsen als getrennte Schläuche zur Seite des Darmcanals. Einfach sind sie bei den *Daphniden*, wo sie sich unmittelbar in den wenig veränderten Ausführgang fortsetzen. Die Mündung sowohl der männlichen als der weiblichen Organe ist nahe am Körperende. Daran reihen sich die *Phyllopoden*. Hoden oder Eierstöcke nehmen bald nur den hintern Theil der Leibeshöhle ein, und senden dann von ihrem vorderen Ende einen rückwärts umbiegenden Ausführgang ab (Artemia, Branchipus), oder sie beginnen schon weiter vorne und lassen den Ausführgang am hinteren Ende oder nahe daran hervorgehen (Holopedium). Ein erweiterter Abschnitt des Oviductes dient bei ersteren als Uterus, ähnlich wie am Samenleiter eine Anschwellung die Samenblase bildet. Diese einfachere Form der Geschlechtsorgane geht bei den meisten Phyllopoden durch Vergrösserung der Keimdrüsen Modificationen ein. Mit kurzen taschenartigen Ausbuchtungen erscheint das Ovarium von Limnadia besetzt, und diese stellen bei Apus durch weiter gehende Verästelungen eine gelappte Drüse her, welche jederseits am Darmcanale vom Kopf bis zum Enddarm sich ausdehnt. Das Organ ist nicht blos Bildungsstätte der Eikeime, sondern dient auch als Behälter für die bereits reifen Eier (Uterus). Ganz ähnlich verhält sich der Hoden.

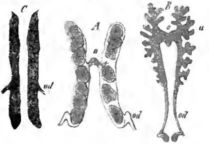
Die Anordnung des Geschlechtsapparats der *Pöcilopoden* geht aus denselben Verhältnissen hervor, indem die Ovarien eine grosse Anzahl verästelter Schläuche bilden, welche in vielen Windungen die Leibeshöhle durchsetzen. Durch zahlreiche Anastomosen formiren sie ein Netzwerk, welches an einer Stelle eine Vereinigung der beiderseitigen Hälften bietet, und damit an die bei Copepoden vorhandene Verschmelzung der Keimdrüsen erinnert. Insofern jedoch hier die Bildungsstätte der Eier nicht auf einen unpaaren Abschnitt beschränkt ist, sondern an vielen Theilen des Netzwerkes, nämlich an den feinen Aesten, vor sich geht, ist eine nicht unbedeutende Aenderung gegeben, die zugleich durch die nicht scharfe Scheidung einzelner Abschnitte als niederer Zustand erscheint. Die weiteren Eierschläuche dienen der Ansammlung der Eier und vereinigen sich jederseits in einen gemeinsamen Ausführgang. Die männlichen Organe bieten eine übereinstimmende Anordnung.

Unter den *Arthrostraken* waltet wieder eine Trennung der beiderseitigen Geschlechtsorgane vor, die auch meist getrennte Ausmündungen besitzen. Die weiblichen Organe bestehen bei den Amphipoden aus einfachen Schläuchen, die in der Regel an der Basis des fünften Thoracalsegments aus-

münden. Bei den Isopoden (Fig. 114. c) sind diese Schläuche sowohl nach vorne als nach hinten blindgeendigt und der Ausführgang entspringt im Verlaufe desselben. In einzelnen Fällen (z. B. bei Gyges branchialis) sind die beiden Längsschläuche mit lateralen Ausbuchtungen besetzt. Als eigentliche Keimdrüsen sind die Enden der Schläuche anzusehen, indess der übrige grösste Theil einem Uterus gleichkommt. Die männlichen Organe kommen damit überein, doch trifft sich für die Isopoden eine Eigenthümlichkeit, indem jederseits mehrere Hodenschläuche (Fig. 115. B) sich zu einem besonderen Abschnitte vereinigen, aus dem ein engerer häufig gewundener Ausführgang entspringt. Dieser nimmt entweder seine eigene Ausmündung, oder ist vor der Mündung mit dem der anderen Seite vereinigt.

Unter den Malakostraken bieten die *Schizopoden* die einfacheren Geschlechtsorgane, wie durch Van Beneden von Mysis genauer bekannt ist. Die weiblichen Organe (Fig. 114. A) bestehen aus einer unpaaren Keimdrüse (o), an die sich seitlich Ausführwege, zu einem nach vorne zu blindsackartig fortgesetzten Uterus erweitert, anschliessen, und an ihrem hinteren Ende einen kurzen Gang (od) zur Geschlechtsöffnung absenden. Diese Verbindung beiderseitiger Organe besteht auch für den Hoden. Er wird aus einer Doppelreihe von Drüsenfollikeln gebildet, welche in einen schlingenförmig verlaufenden Canal münden. Der letztere bildet den einfachen Ausführgang, und mündet an der Basis des letzten Fusspaars.

Fig. 114.

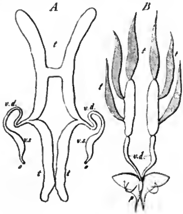


Die Geschlechtsorgane der *Decapoden* reihen sich durch die gleichfalls bestehenden Medianverbindungen enge an jene der Mysis an, und erscheinen nur weitergebildet, indem entweder der drüsige Abschnitt in eine grössere Anzahl von Lappen entwickelt ist, oder die Ausführwege sich verlängern und, in Windungen gelegt, in verschieden gebaute und damit auch verschieden fungirende Strecken zerfällt sind. Die weiblichen Organe werden durch zwei lange nach vorne und nach hinten ausgezogene und ebenda unter einander querverbundene Röhren vorgestellt, die theils die Keimdrüse bilden, aber auch gewiss zum grossen Theile als Eileiter und Uterus fungiren. Beim Flusskrebs sind die beiden vorderen Abschnitte als kürzere Lappen gestaltet, indess die beiden hinteren zu einem unpaaren Stücke verschmolzen sind. Ein kurzer Ausführgang begibt sich jederseits zur Geschlechtsöffnung, die nur bei den Caridinen wie bei den Schizopoden gelagert ist, indess sie bei den Macruren an den Basalgliedern des dritten Fusspaares, bei den Brachyuren

Fig. 114. Weibliche Geschlechtsorgane von Crustaceen. *A* von Mysis. *B* von Sapphirina. *C* von Oniscus. *o* Ovarium. *od* Oviduct. *u* Uterus.

dagegen an dem dieses tragenden Körpersegmente angebracht sind. Die letzteren sind überdies noch durch eine taschenartige Erweiterung des Ausführganges, die wohl als Samentasche zu betrachten ist, ausgezeichnet. Der männliche Apparat zeigt die Hoden aus zwei vielfach gewundenen und vorne der Quere nach unter einander verbundenen Schläuchen dargestellt, die, wie auch die weiblichen Organe, meistentheils im Cephalothorax lagern und nur bei den Einsiedlerkrebsen ins Abdomen eingebettet sind. Sie entsenden bei den letzteren zwei lange, eng gewundene, allmählich sich erweiternde Ausführgänge. Daran schliessen sich die meisten übrigen *Decapoden* an, doch ergeben sich mannichfache Eigenthümlichkeiten theils in der Ausdehnung der durch die Windungen des Samencanals gebildeten Lappen, theils auch in der Bildung des unpaaren Stückes, welches beiderseitige Drüsen vereinigt. Die Vereinigung der Keimdrüsen ist beim Flusskrebse — entsprechend der Vereinigung der Ovarien — vollständiger geworden, so dass es auch hier ein dreilappiges Organ vorstellt wie das Ovarium. Ein langgewundenes Vas deferens tritt an jeder Seite zur äusseren Geschlechtsöffnung, die in der Regel am Basalgliede des letzten Fusspaares angebracht, bei den kurzschwänzigen Krebsen jedoch am Ende eines, aus einer umgewandelten Gliedmaasse hervorgegangenen, doppelt vorkommenden Penis sich findet. Es erhält sich also nur für den männlichen Apparat die gleiche Ausmündung wie bei den Schizopoden, während die weibliche Oeffnung weiter nach vorne gerückt ist.

Fig. 115.



Eigenthümlich verhält sich der Geschlechtsapparat der *Stomapoden*, der nicht in der gleichen Weise wie jener der Decapoden mit den Organen der niederen Krustenthiere in Zusammenhang gebracht werden kann. Die Ovarien werden nämlich bei Squilla aus zahlreichen die Seite des Abdomens einnehmenden Drüsenschläuchen gebildet, die sich in ein den Darm umlagerndes Mittelstück vereinigen. Vom Vorderende desselben treten drei Paar Ausführgänge zur Bauchfläche herab, und verbinden sich in der Medianlinie unter Bildung von Erweiterungen zu einem Längscanale, der weit vorne zu einer auf einem Vorsprunge gelegenen einfachen Genitalöffnung tritt. Vom männlichen Apparate verhalten sich nur die Keimdrüsen gleich den weiblichen, indess die beiden aus den Hoden hervorgehenden Vasa deferentia in zwei

Fig. 115. Männliche Geschlechtsorgane *A* von *Homarus* und *B* von *Oniscus*. *t. t* Hoden. *v. d* Vas deferens. *v. s* Samenblasen. *o* Ausmündung derselben. *p* Begattungsorgan.

an der Basis der beiden letzten Füsse vorragende Begattungsorgane übergehen.

Mit der Geschlechtsfunction treten Gliedmaassen oder Theile derselben in mannichfache nach beiden Geschlechtern wesentlich verschiedene Beziehung. Beim männlichen Geschlechte werden jene Gebilde mittelbar oder unmittelbar dem Begattungsgeschäfte dienstbar. Zum Festhalten der Weibchen werden bei Copepoden (Cyclopsine) sowie bei vielen Phyllopoden (Branchipus, Artemia) in Greiforgane umgewandelte Antennen verwendet. Zuweilen besitzt auch nur eine einzige Antenne diese Umbildung, oder es zeigt auch ein Fusspaar oder nur einer der Füsse eine jener Function angepasste Veränderung, die in sehr verschiedener Art sich aussprechen kann. Nicht minder sind diese Einrichtungen bei den Amphipoden verbreitet, wo häufig ein Fusspaar, durch Umbildung seiner Endglieder in eine »Scheere« ausgezeichnet, in jener Verwendung besondere Formverhältnisse besitzt. In unmittelbarer Beziehung zur Begattung stehen die als Penis fungirenden Gliedmaassentheile, wie solche z. B. bei den Isopoden und bei Decapoden bestehen. Bei den ersteren bildet er einen Anhang des ersten Paars der Abdominalgliedmaassen, und bei den langschwänzigen Decapoden ist das erste Fusspaar des Abdomen gegen das Ende zu häufig mit einer Rinne versehen. Bei den Brachyuren dagegen ist zugleich mit der Verlegung der Genitalöffnung von einem Fusse unmittelbar auf den Körper ein selbständiger Penis gebildet, der röhrenförmig gestaltet, an seinem freien Ende die Genitalöffnung trägt.

An den weiblichen Individuen bilden die Gliedmaassen Apparate zur Befestigung oder zum Schutze der Eier, welche fast niemals frei abgesetzt oder an fremde Körper geheftet werden. Entweder ist es ein Fusspaar des Abdomen, an welches die durch das Secret der Kittdrüsen zu einer sackförmigen oder auch cylindrischen Masse vereinigten Eier (Eiersäcke, Eierschnüre) befestigt sind, oder die gelegte Eiermasse ist auf eine grössere Anzahl der Abdominalfüsse vertheilt wie bei den Decapoden, oder es wird, wie die Isopoden es darbieten, durch mediane von den Thoracalfüssen ausgehende Lamellen (Fig. 116. p') welche dachziegelförmig über einander lagern, eine an der Bauchfläche liegende grössere Bruthöhle hergestellt. Eine ähnliche ventrale Bruthöhle entsteht bei Mysis durch blattartige Verbreiterungen der beiden letzten Thoracalfüsse. Auf eine andere Weise bildet sich ein Brutraum (Fig. 100. o') zwischen dem Mantel und dem Hinterleibe der Daphniden, in welchem die Eier durch dorsale Leisten oder andere Fortsätze des Abdomen zurückgehalten werden. Endlich treffen wir bei den Cirripedien die Mantelhöhle und bei den Rhizocephalen den der Mantelhöhle der Cirripedien entsprechenden Raum als Bruttasche in Benützung. Durch alle diese nur in ihren wichtigsten Zügen angeführten Anpassungen

Fig. 116.



Fig. 116. Querschnitt einer *Assel*. *p* Fuss. *p'* Ventraler Anhang desselben zur Bildung eines Brutbehälters.

äusserer Körpertheile an Verrichtungen der Fortpflanzung prägt sich die Differenzirung der Geschlechter noch weiter aus, und mit dem Auftreten neuer Erscheinungen im Bereiche der Fortpflanzung eröffnen sich für die Arbeitstheilung stets neue Gebiete.

Für die Geschlechtsverhältnisse der *Cirripedien* ist eigenthümlich das Vorkommen von rudimentären Männchen, welche des Darmcanals sowie der meisten Gliedmaassen entbehren. Solche Individuen kommen sowohl bei getrenntgeschlechtlichen Gattungen (Cryptophialus, Alcippe) als auch, was noch merkwürdiger, bei hermaphroditischen (Ibla, Scalpellum) vor. Im letzteren Zustand stellt sich eine eigenthümliche Art der geschlechtlichen Differenzirungen dar, indem diese nur bei einem Theil der Individuen sich vollzieht. Die Verkümmerung der Männchen, die wir schon bei den Räderthieren unter den Würmern trafen, verbreitet sich übrigens über viele Abtheilungen der Krustenthiere. Sehr allgemein finden wir sie bei den schmarotzenden Copepoden, wo die immer viel kleineren Männchen wie bei den Cirripedien häufig in der Nähe der Geschlechtsöffnung der Weibchen angeheftet sind. Auch bei den parasitischen Asseln (Bopyrus) findet sich Aehnliches, und bei andern Abtheilungen wie bei Daphniden, Phyllopoden, erscheinen die Männchen, wenn auch von gleicher Organisation, doch von geringerem Volum als die Weibchen. Bei den Rhizocephalen, von denen bisjetzt nur weibliche Individuen bekannt sind, wird vielleicht den Männchen eine ähnliche Verkümmerung zukommen. Ueber die weiblichen Geschlechtsorgane der Cirripedien vergl. Krohn, (Arch. Nat. XXV). Die Ausmündung des paarigen Eileiters liegt am Basalgliede des vordersten Rankenfusses.

Bezüglich der Geschlechtsorgane der *Copepoden* ist zu bemerken, dass die Grösse der weiblichen Keimdrüse sehr variabel ist je nach dem Grade der Ausbildung, die die Eier in ihr erreichen. Damit hängt dann auch die verschiedene Entfaltung des Ausführweges zusammen. Die als »Kittdrüsen« bezeichneten Anhänge des Endstückes dieser Ausführwege sind einfach bei Cyclops. Wechselnd ist die Lagerung der Geschlechtsöffnung; bald kommt sie seitlich vor, bald dorsal gerückt, bald auch ventral, was dann zur Verschmelzung der beiderseitigen Oeffnungen zu Einer Querspalte führt (Tisbe). Im letzteren Falle gruppiren sich die Eier zu einer einzigen Eiermasse, indess sie sonst in zwei Massen, sogenannte Eiersäcke, vertheilt sind. — Von den männlichen Copepoden besitzen nur einen Samenleiter die Pontelliden, Calaniden und die meisten Herpactiden. Hoden und Ovarium der parasitischen Copepoden besitzt einen von dem der übrigen verschiedenen Bau, indem jede dieser Drüsen aus einer langen in Windungen zusammengelegten Röhre besteht, eine Form, die erst bei den Decapoden wenigstens für den Bau des Hodens wiederkehrt (vergl. Claus). — Sehr verschieden von den Copepoden, aber auch nicht mit den Branchiopoden übereinstimmend, verhalten sich die Geschlechtsorgane von *Argulus*. der Eierstock ist ein einfacher Schlauch, der median gelagert, sich bis zur Basis des flossenartigen Endanhanges erstreckt und dort mit einem kurzen Eileiter mündet. Der männliche Apparat wird aus zwei in jenem des rudimentäre Abdomen vorstellenden Endanhange liegenden Hoden gebildet, deren nach vorn verlaufende Ausführgänge sich in einer medianen Samenblase vereinigen. Aus dieser kommen wieder zwei rückwärts laufende Vasa efferentia hervor, welche nach einer Verbindung mit einer langen accessorischen Drüse auf einer gemeinschaftlichen vor dem Abdomen liegenden Papille endigen (Leydig).

Bezüglich der *Ostracoden* bieten sich wieder annoch ziemlich isolirt stehende Verhältnisse dar. Der männliche Apparat wird bei Cypris von sechs langen, zum grossen Theil parallel und eng an einander verlaufenden Hodenschläuchen gebildet, die sich sämmtlich an einer Stelle in ein erweitertes Vas deferens vereinigen, welches vor seinem

Uebergange in die Copulationsorgane noch mit einer complicirt gebauten, langgestielten Schleimdrüse verbunden ist (vergl. ZENKER).

Bei den *Daphniden* producirt die weibliche Keimdruse zu verschiedenen Zeiten zweierlei Eiformen. Während des Frühlings und Sommers werden Eier gebildet, die ohne Befruchtung sich entwickeln, und zwar in dem oben geschilderten Brutraume. Erst gegen den Herbst treten Mannchen auf, und dann erfolgt die Bildung anderer Eier, die von einem sich ablösenden Theile der Schale zu zweien (Daphnia), oder von der ganzen Schale zu 2—10 (Acanthocercus, Lynceus) umschlossen werden, und in dieser Hülle den Winter hindurch verharren. Man hat dieses Verhältniss bald als Generationswechsel, bald als Parthenogenesis bezeichnet und unter die ungeschlechtliche Vermehrungsweise registrirt. Wenn wir im Auge behalten, dass nicht blos dasselbe Individuum, sondern auch dasselbe Organ jene beiden Formen von Keimen (Sommer- und Wintereier) erzeugt, so werden wir in ihnen schwerlich Gebilde sehen, die als »Keime« oder »Knospen« bezeichnet und solchen gar keine Beziehungen zu Geschlechtsorganen besitzenden Bildungen zur Seite gesetzt werden durfen. Die Erscheinung ist vielmehr nur aus einem ursprünglich auf vollkommen geschlechtlicher Differenzirung beruhenden Zustand abzuleiten, bei welchem die Eier anfänglich gleichmässig gebildet und durch Befruchtung entwickelungsfähig, allmählich zu einem Theile die Eigenschaft erwarben, ohne Befruchtung sich zu entwickeln. Aehnliches Verhalten bieten auch Phyllopoden dar. Räthselhaft bleibt noch das von LEYDIG angegebene Fehlen der Keimbläschen im Daphnidenei. Das nur im beschränkten Grade stattfindende Auftreten der Männchen steht mit jener Erscheinung in Zusammenhang. (Ueber die lange vermissten Männchen von Apus vergl. KOZUBOWSKI, Arch. Nat. 1857. S. 312).

Am Geschlechtsapparate der Decapoden scheint besonders für den weiblichen Theil die Abgrenzung zwischen Keimdrüse und Ausführwegen festzustellen zu sein, da das gewöhnlich als Ovar bezeichnete Organ sicherlich nur zum kleinsten Theil die Bildungsstätte der Eier vorstellt.

Die Samenelemente der Crustaceen zeigen in ihren Gestaltverhältnissen ausserordentliche Verschiedenheiten, und stimmen grösstentheils nur durch ihre Unbeweglichkeit mit einander überein. Von letzterem machen die Samenfäden der Cirripedien eine Ausnahme. Fadenförmige, aber unbewegliche Samenelemente besitzen ferner noch die Isopoden, die Amphipoden, auch die Ostracoden, bei letzteren sogar von verhältnissmässig ausserordentlicher Länge. Zellenartige Körper bilden die verbreitetsten Formen Durch Fortsätze bilden sich an ihnen mancherlei Eigenthümlichkeiten aus, von denen die radiäre Gestaltung in den »Strahlenzellen« der Decapoden die bemerkenswertheste ist. Unter den Schizopoden, wenigstens bei Mysis, bestehen dagegen fadenförmige, und zwar gegen das eine Ende zu hakenartig umgebogene Gestalten. Auch bei Cuma kommen Samenfäden vor, somit ist die Verbreitung der Fadenform bei den niederen Abtheilungen nicht unbedeutend, und man wird die andere Form als eine erst innerhalb der Classe aufgetretene ansehen durfen. Ausser den Monographieen über einzelne Ordnungen und Familien vergl. SIEBOLD, A. A. Ph. 1836—37, ferner KÖLLIKER, Beiträge zur Kenntniss etc.

§ 143.

Unter den *Arachniden* haben sich hermaphroditische Bildungen nur bei den *Tardigraden* erhalten. Sie bestehen hier aus einem unpaaren dem Darmcanale aufliegenden Ovarium, zwei zu beiden Seiten des Darmcanals liegenden Hoden und einem mit den Ausführgängen der letzteren verbundenen

Samenbehalter, welche Organe noch mit einigen Drüsen verbunden sind und sämmtlich in die Cloake führen.

Bei den übrigen getrenntgeschlechtlichen *Arachniden* sind beiderlei Geschlechtsdrüsen in der Regel derart gestaltet, dass sie entweder ein unpaares Gebilde vorstellen oder doch transversale Verbindungen aufweisen, und mit vereinigten oder getrennten Ausführgängen immer weit vorne an der Bauchfläche ausmünden. Ausser accessorischen Drüsenorganen oder besonderen, zur Aufbewahrung und Aufnahme der Samenmassen oder der Eier dienenden Erweiterungen der Ausführgänge, kommen hier auch noch Apparate zur Ausleitung der Geschlechtsproducte vor und werden, je nach den Geschlechtern, als Ruthen oder Legeröhren bezeichnet. Die männlichen Organe wiederholen mit geringen Verschiedenheiten den Typus der weiblichen. Die Verbindung der beiderseitigen Genitaldrüsen und der daraus hervorgehende unpaare Abschnitt des Apparates erinnert an die gleichen Verhältnisse bei Krustenthieren, ohne dass es jedoch möglich ist, eine nähere Verwandtschaft daraus abzuleiten.

Bei den *Scorpionen* stellen die Ovarien drei Längsröhren vor die an ihrem hintern Ende bogenförmig in einander übergehen und ausserdem noch durch vier Queranastomosen mit einander verbunden sind. Die Eier bilden sich auch hier, wie bei den übrigen Abtheilungen, in Ausstülpungen der Wandung dieser Röhren, die zu langen Anhängen sich entwickeln können. In den queren, jederseits vier weite Maschen erzeugenden Verbindungen spricht sich eine Gliederung des Organs aus, die durch die Lagerung genau jener des Abdomen folgt. Aus den beiden äusseren Längsschläuchen gehen spindelförmig erweiterte Oviducte hervor, die wegen des von ihnen aufgenommenen Sperma auch als Receptacula seminis zu deuten sind. Ihre Ausmündung findet an der Basis des Abdomen statt.

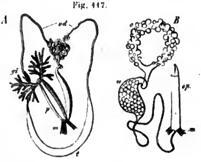
Ganz nach Art der Ovarien sind die Hoden der *Scorpione* gebaut, indem ein Paar schleifenförmiger Canäle mit quer verlaufenden Verbindungen versehen ist. Der mediane Ovarialschlauch wird jedoch hier durch zwei auf beide Seiten vertheilte Röhren vertreten, so dass eine vollkommene Duplicität besteht. Das vorne aus jedem Hoden hervorkommende Vas deferens mündet, mit dem der andern Seite vereinigt, an derselben Stelle, wo auch beim Weibchen die Geschlechtsöffnung sich findet, nach aussen. Zu dem Vas deferens treten jederseits noch accessorische Organe, in der Regel in Form von zwei Paar verschieden langen Blindschläuchen, die theils drüsiger Natur sind, theils als Samenblasen fungiren.

Die Trennung der Keimdrüsen ist bei den *Galeoden* und *Araneen* in beiden Geschlechtern eine vollständige. Die Ovarien stellen zwei, bei Galeoden weite, bei Spinnen engere Schläuche vor, an deren Aussenfläche die Eier sich entwickeln, und zwar bei den Spinnen auf stielartigen Fortsätzen. Aus der Vereinigung der beiden zur Ausleitung der Eier dienenden Ovarialröhren bildet sich ein Scheidencanal, der zuweilen (Galeodes) eine Erweiterung aufweist, und an seinem Ende mit einer oder zwei Samentaschen besetzt ist. Die männlichen Organe lassen sich bei den Galeoden von den Scorpionen her ableiten, indem die aus jederseits paarigen Längsschläuchen gebildeten Ho-

den einfach der Querverbindungen entbehren, so dass vier freie Längsschläuche vorhanden sind. Bei den Spinnen sind diese auf zwei reducirt. —

Sowohl bei den *Opilioniden* als bei den *Milben* ist in der herrschenden Ringform der Keimdrüsen eine gemeinsame Einrichtung gegeben, die sich an die Querverbindung der Ovarien der Scorpioniden anreiht. Auch bei den Opilioniden (Fig. 117. *B o*) ist diese Ringform am vollständigsten. An der Oberfläche des Ringes bilden sich die Eier, wie bei den Spinnen und Scorpionen, in gestielten Ausbuchtungen. Sie werden in das Innere der Ovarialröhre entleert und gelangen durch einen von da entspringenden Canal in den Ausführgang, der eine beträchtliche Erweiterung *(u)* (Uterus) besitzt. Eine enge gewundene Fortsetzung desselben führt zu der ausstülpbaren Legeröhre Ovipositor *(op)*. Den Ovarialring vertritt bei den Männchen ein

Fig. 117.



Ringcanal, von dem nur ein Abschnitt (Fig. 117. *A t*) den Hoden vorstellt, von dessen beiden Enden die den Ring abschliessenden Ausführgänge *(vd)* hervortreten. Sie vereinigen sich in einen knäuelförmig gewundenen Abschnitt aus dem ein dem Uterus entsprechender erweiterter Canal als Samenblase entspringt. Diese fügt sich an ein der Legeröhre ähnliches und ebenso hervorstülpbares Gebilde, der Penis, mit dessen Ende noch zwei mächtige Büschel *(gi)* accessorischer Drüsen verbunden sind.

Bei den *Acarinen* ist die Ringform der Keimdrüsen bei vielen noch vollständig erhalten, nur verhalten sich die einzelnen Abschnitte in etwas anderer Weise. Im weiblichen Apparate ist der grössere Theil des Ringes durch Beschränkung der Eibildung auf einen kleinen Abschnitt, dem Ausführapparate zugetheilt. Von diesem sind besonders die in die unpaaren Ausführwege übergehenden Theile der Ringes häufig zu einem zweihörnigen Uterus erweitert, oder es wird dieser ausschliesslich vom unpaaren Abschnitte vorgestellt. Am männlichen Apparat ist der letztere meist sehr verkürzt, und die beiden in ihm sich vereinigenden Theile des Ringes sind zu Samenblasen erweitert. Mit dem unpaaren Abschnitte verbinden sich in beiden Geschlechtern Anhangsdrüsen, die wiederum bei den Männchen ausnehmend umfangreich sind. Die verschiedenartige Vertheilung der Functionen an demselben Ringcanale führt zu einer Trennung des Ringes in zwei Genitalschläuche, wenn in der Mitte des keimerzeugenden Abschnittes des

Fig. 117. Geschlechtsorgane von *Phalangium opilio*. *A* Männliche Organe. *t* Hoden. *vd* Vas deferens. *p* Penis. *m* Retractoren desselben. *gi* Anhangsdrüsen. (Nach Krohn.) *B* Weibliche Organe. *o* Eierstock. *u* Uterus. *op* Legeröhre. *m* Retractoren derselben.

Ringes eine sterile Parthie auftritt. Die beiden Hälften des Ringes vertheilen sich dann, in einzelnen Fällen noch durch einen Canal oder durch indifferentes Gewebe verbunden nach beiden Seiten, und es gehen so Organe hervor, die nur an den Mündungen oder an einem damit zusammenhängenden unpaaren Abschnitte vereinigt sind (z. B. Ixodes).

Der bisher in einzelnen seiner Theile noch als Keimdrüse fungirende Ringcanal kann auch ausschliesslich den Ausführwegen zugetheilt werden, indem die Keimdrüsen durch Anhänge dieses Canals gebildet sind. Die *Pentastomen* (vergl. Fig. 118) liefern ein Beispiel für eine derartige Umformung, welche von den Einrichtungen der übrigen Arachniden sich weiter entfernt. Im weiblichen Apparate treffen wir einen langgestreckten Ovarialschlauch, der mit eiertragenden Follikeln besetzt ist, und wenigstens darin den allgemeinen Charakter des Arachniden-Eierstocks zeigt. Der Ausführgang des Ovars theilt sich vorne in zwei Oviducte, die sich wieder vereinigend, den typischen Ringcanal bilden. Daraus entspringt ein unpaarer Abschnitt von ausnehmender Länge, als ein vielfach gewundener zum Hinterleibsende führender Canal, der Uterus und Scheide zugleich ist, und an seinem Ursprunge vom Ringe zwei Samentaschen trägt. Eine ähnliche Differenzirung bietet der männliche Apparat. Ein oder zwei den Darm begleitende Hoden (Fig. 118. *A t*) entsenden einen Ausführgang zu einem unpaaren Abschnitt (*A B d*). Dieser stellt eine Samenblase vor und setzt sich in den Ringabschnitt (*A d'*) fort. In diesen münden zwei accessorische Drüsen (*g*) und sein vorderer Abschnitt umschliesst die als gewundener Cirrus (*B c*) erscheinende Fortsetzung des Vas deferens, das in einer besondern

Fig. 118.

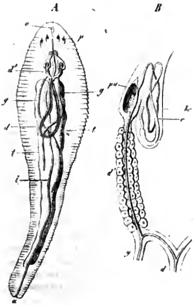


Fig. 118. *A Pentastomum taenioides*. Männchen mit Darmcanal und Geschlechtsorganen. *o* Mundöffnung. *i* Darmcanal. *a* After. *p* Gliedmaassenrudimente mit Haken. *t* Hoden. *d* Gemeinschaftlicher Ausführgang (Samenblase). *d'* Ringabschnitt des Geschlechtsapparats. *g* Drüse. *B* Die eine Hälfte des Ringstückes stärker vergrössert. *d* Gemeinschaftlicher Ausführgang der Hoden. *d'* Drüsiger Abschnitt, in welchen der Drüsenschlauch *g* mündet. *c* Cirrus. *bc* Cirrustasche. *pa* Chitinzapfen. (Nach R. Leuckart.)

taschenartigen Ausstülpung des Ringcanals *B bc*, sich aufrollt. Ganz verschieden von der weiblichen Geschlechtsöffnung liegt die männliche am vordern Körpertheile.

Diesen sehr verschiedenartig differenzirten Organen gegenüber müssen die Geschlechtsverhältnisse der *Pycnogoniden* als auf der niedrigsten Stufe stehend aufgefasst werden. Die Geschlechtsproducte entstehen an der Wandung der Körperhöhle, und zwar an einer bestimmten Stelle des 4ten Fusssegmentes und werden, ohne dass besondere Leiteapparate beständen, durch eine bald an allen, bald an einem Fusspaare vorhandene Oeffnung entleert.

Die Geschlechtsorgane der *Myriapoden* stehen in Form und Anordnung jenen der *Arachniden* am nächsten und münden zum Theil wie jene, weit vorne am Körper, nämlich am dritten Leibessegmente aus. Nur die Geschlechtsöffnung der *Scolopender* ist am Hinterleibsende angebracht. Bei den Weibchen sind die Geschlechtsdrüsen entweder äusserlich einfach, einen langgestreckten Schlauch vorstellend, an dessen Innenfläche die Eier Vorsprünge bilden, (*Juliden*, *Scolopendriden* und *Glomeriden*); oder sie erscheinen doppelt (Craspedosoma) und vereinigen sich dann an ihrem vorderen Ende, woraus wiederum zwei besondere Oviducte hervorgehen, die nach bogenförmigem Verlaufe von einander getrennt münden. Bei den Scolopendern ist ein einfacher Oviduct als Fortsetzung des einfachen Ovarialschlauches die Regel, doch ist im Allgemeinen die Duplicität dieser Organe nicht nur durch die weit verbreiteten doppelten Oviducte, sondern auch dadurch ausgesprochen, dass selbst im anscheinend einfachen Ovarialschlauche die Eier nur an beiden Seiten sich entwickeln. Die accessorischen Organe sind stets symmetrisch auf beide Seiten vertheilt und werden aus zwei Paaren different gestalteter, theils in die Oviducte, theils, und dies ist der häufigere Fall, direct in die Geschlechtsöffnung ausmündender Gebilde dargestellt (Fig. 119. *gl*). Ein Paar davon erscheint in Form gestielter Bläschen, und diese sind nach ihrem Inhalte als Receptacula seminis zu deuten, während ein anderes, zuweilen noch verdoppeltes Paar durch seine drüsige Beschaffenheit den »Kittdrüsen« der weiblichen *Crustaceen* zur Seite gesetzt werden kann.

Die Duplicität der männlichen Organe ist gleichfalls häufig nur auf die Ausführgänge und accessorischen Apparate beschränkt. Doch sind manche *Glomeriden* und *Juliden* mit einem doppelten Hodenschlauche versehen, der in ein gemeinsames Vas deferens übergeht und nicht selten auf seiner ganzen Länge durch zahlreiche Querverbindungen zu einem Organe vereinigt erscheint. Wo nur ein Hodenschlauch existirt, da ist er beiden Seiten entlang oder in regelmässigen Abständen mit Samen bereitenden rundlichen oder länglichen Follikeln besetzt (Fig. 120. *t t*), die man als ebenso viele an dem mittleren Schlauch zum gemeinschaftlichen Ausführgang vereinigte Hoden ansehen kann. Diese Bildung scheint aber nicht bestimmt auf die einzelnen Familien vertheilt zu sein; denn während sie bei einigen *Scolopendriden* ge-

troffen wird, so ist wieder bei anderen derselben Familie nur ein einfacher Schlauch vorhanden, wie ein solcher auch bei manchen *Juliden* besteht. Das Vas deferens bleibt selten einfach (bei einigen *Scolopendriden* Fig. 120. *v*), sondern theilt sich in der Regel, gleich dem Oviducte, in zwei Aeste, die entweder je auf einer kurzen Papille ausmünden, wie bei den *Juliden* und *Glomeriden*, oder sich noch einmal vereinigen, um in einen am Hinterleibsende angebrachten kurzen Penis überzugehen (*Scolopendriden*). Der letzte Abschnitt der Ausführgänge, seien diese einfach oder doppelt, ist häufig mit Erweiterungen oder Ausbuchtungen versehen, die sich manchmal sogar zu einem ansehnlichen Schlauche ausdehnen und immer zu Ansammlung des Sperma (als Samenblasen) dienen (Fig. 120. *v'*). Dicht vor der Ausmündung inseriren sich noch mehrere Drüsenpaare (Fig. 120. *gl*), deren Function noch nicht bestimmt ist. In dem Gesammtverhalten des Geschlechtsapparates lassen sich theils Anklänge an die Krustenthiere, in den getrennten Mündungen ausgedrückt, theils Aehnlichkeiten mit den Arachniden durch die Bildung ringförmiger Abschnitte nachweisen, doch dürften darin schwerlich directere Verbindungen zu erkennen sein.

Fig. 119

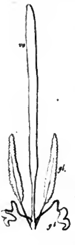


Fig. 120.



Die bei den Crustaceen bestehende Umbildung von Gliedmaassen in Begattungsorgane besteht bei den Arachniden nur unter den Spinnen und zwar sind es hier die Palpen, welche bei den Männchen als complicirt gestaltete Organe die Uebertragung des Sperma auf die weibliche Genitalöffnung vornehmen. In wiefern die in beiden Geschlechtern der Scorpione vorkommenden kammförmigen Anhänge des Genitalsegments hierher bezogen werden können, ist noch nicht bestimmbar.

Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane der *Araneen* bedarf noch mancher Untersuchungen. Vergl. darüber ausser den im Allgemeinen schon angeführten Schriften vorzüglich v. Wittich, A. A. Ph. 1849; ferner V. Carus, Z. Z. II. 1850. — Nach Wittich besteht jedes verästelte Ovarium der Spinnen aus einer mittleren Rachis, die auf kurzen Stielchen die Eier trägt. Die Eier sollen durch ihre Stiele in die gemeinsame hohle Rachis gelangen, und das Ende der letzteren würde sich dann als Eileiter verhalten. Carus dagegen nimmt die Rachis sammt den an ihr sitzenden Eibildungen noch von einer äusseren Hülle umgeben an, so dass die Eier nach ihrer Abtrennung von den

Fig. 119. Weibliche Geschlechtsorgane von *Scolopendra complanata*. *ov* Ovarium. *gl* Drüsen. (Nach Fabre.)
Fig. 120. Männliche Organe von demselben. *t* Hoden. *v* Vas deferens. *v'* Als Spermatophoreobehälter functionirender Abschnitt des Vas deferens. *s* Samenblasen. *gl* Accessorische Drüsen. (Nach Fabre.)

Stielchen in den von der Hülle umgebenen Raum gelangen. Der Ausführgang entspringt hiernach nicht von der Rachis, sondern erscheint nur als eine Fortsetzung der Umhüllung. Dieselbe Ansicht hatte früher schon TREVIRANUS geäussert. Welche von beiden die richtigere ist, muss dahin gestellt bleiben, und es sei nur so viel erwähnt, dass die Aufnahme der Eier ins Innere der »Rachis« nach Beobachtungen am ähnlich gebauten Eierstocke der Opilioniden wahrscheinlicher ist. Auch darüber, ob die beiden Ovarien an ihrem Ende verbunden seien oder nicht, herrscht Dunkel. Dagegen kommt eine solche terminale Vereinigung der Ovarien bei einzelnen Galeoden (z. B. bei G. *Dastuguei*) nach L. DUFOUR vor, und zeigt, dass auch in dieser den Araneen so nahe stehenden Abtheilung, die bei den andern Arachniden verbreitete Verbindung der beiderseitigen Geschlechtsorgane noch nicht durchgehend aufgelöst ist. Das Ovar der Opilioniden und mancher Milben, dann jenes des genannten Galeodes, und endlich die der andern Galeoden, formiren eine continuirliche Reihe, in welcher die allmähliche Trennung des anfänglich unpaaren Ovars nachweisbar ist. Solche Umbildungen einzelner Abschnitte durch verschiedene Vertheilung der Functionen lassen den gemeinsamen genetischen Zusammenhang nicht weniger deutlich erkennen als völlig übereinstimmende Einrichtungen. Auch die männlichen Apparate bieten fast überall reichlich Beispiele dar. So vereinigen sich die vier Hodenschläuche der Galeoden zu je einem Paare in einen Ausführgang, dieser ist bei Galeodes barbarus sehr kurz, und jeder Hodenschlauch weist vor seiner Verbindung eine als Samenblase fungirende Erweiterung auf, so dass vier Samenblasen bestehen. Bei G. nigripalpis ist die vereinigte Strecke je zweier Hoden ansehnlich lang und zugleich erweitert, so dass nur zwei Samenblasen vorhanden sind. Die Function der Samenblase ist also im ersten Falle auf das Ende jedes einzelnen Schlauchs verlegt, im zweiten Falle dagegen ward sie dem gemeinsamen Abschnitte je zweier Schläuche zugetheilt.

Die Uebereinstimmung des männlichen Apparats mit dem weiblichen bei Phalangium ist durch LUBBOCK nachgewiesen worden, s. auch KROHN (A. Nat. 1865).

Für die Geschlechtsorgane der *Myriapoden* bedarf es ungeachtet vieler hierüber vorliegender Untersuchungen einer genaueren Bestimmung der einzelnen Abschnitte. Ueber diese Organe handeln NEWPORT, Philos. Transact. 1842. Stein A. A. Ph. 1842. DUVERNOY, Comptes rendus 1844. FABRE, Ann. sc. nat. IV. III.

§ 144.

Bei beträchtlich grösserer Mannichfaltigkeit der einzelnen Verhältnisse lassen die Geschlechtsorgane der *Insecten* im Ganzen einheitlichere Zustände erkennen, als das bei den übrigen Arthropodenclassen der Fall war. In Anordnung, Lagerung, sowie in der Art der Ausmündung spricht sich solches aus. Sie liegen mit ihren accessorischen Apparaten fast immer im Abdomen, und münden meist unterhalb der Analöffnung am letzten Abdominalsegmente. Nur die Strepsiptern machen hiervon eine Ausnahme, indem wenigstens die weibliche Genitalöffnung weit nach vorne gerückt ist. Die Keimdrüsen erscheinen immer beiderseitig angelegt; beide sind von einander getrennt, wenn auch im Laufe der nachembryonalen Entwickelung Annäherungen und Verschmelzungen eintreten. Daraus ergibt sich, dass hier keine unmittelbare Fortsetzung des Verhaltens der Krustenthiere oder auch der Arachniden vorliegt, dass vielmehr die weitere in jenen Classen noch schwankende Differenzirung hier in einen festen Zustand trat. Jede der Keimdrüsen setzt sich aus einer verschieden grossen Zahl einander gleichwerthiger Abschnitte zusammen, die meist röhrenförmig gestaltet, büschelartig gruppirt sind, und

zu gemeinsamen Ausführgängen sich vereinigen. Da in jedem Abschnitte der Keimdrüse sich gleiche Verhältnisse wiederfinden, so bieten sich Wiederholungen dar, welche zur Mannichfaltigkeit der äusseren Erscheinung des Gesammtapparates nicht wenig beitragen. Die Ausführgänge beider Keimdrüsen verbinden sich nach verschieden langem Verlaufe und nehmen schon vorher, besondere accessorische Organe auf, die als Differenzirungen eines Abschnitts der Wandung betrachtet werden müssen. Bei den weiblichen Individuen sind diese Anhangsorgane der Ausführwege, bald durch taschen- oder blasenartige Theile gebildet, die entweder zur Aufnahme des männlichen Begattungsorganes während der Copula (als Bursa copulatrix) dienen, oder als Drüsenorgane verschiedenster Art und auch zur Bewahrung des Sperma (als Receptaculum seminis) in Verwendung kommen können. Beim männlichen Geschlechte besitzen paarige Anhangsdrüsen der Ausführwege bedeutende Ausbildung. Ausser diesen finden sich noch blasenförmige Anhänge, die als Samenblasen (Vesiculae seminales) fungiren.

Mit dem Ende der Geschlechtswege stehen äussere Organe in Verbindung, die bei den Männchen als Begattungsorgane erscheinen, bei den Weibchen in verschiedener Form, zur Ausleitung der Eier und zum Uebertragen derselben auf oder in verschiedene Gegenstände verwendet werden (Legeröhren, Legestachel etc.).

Meist sind zu diesen Gebilden eine Anzahl der letzten Körpersegmente verwendet, die dann sogar in den Körper zurückziehbar sein können. Die mannichfaltigen hiermit verbundenen Hautgebilde sind Umbildungen der Chitinstücke des Integumentes, die oft zu den mannichfaltigsten Gerüsten und Fortsatzbildungen verwendet sind (z. B. bei Hymenopteren).

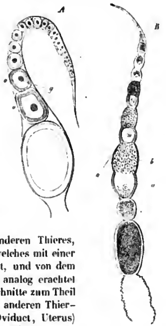
§ 145.

Von den verschiedenen Modificationen der Geschlechtsapparate ergeben sich am weiblichen die bedeutendsten an dem gewöhnlich als »Ovarien« aufgefassten Complexe der Eiröhren.

Die Beziehungen, in welchen die zu je einem als »Ovarium« bezeichneten Organe vereinigten Eiröhren zur Bildung der Eier stehen, sind in dieser Classe der *Arthropoden* von den sonst angetroffenen Verhältnissen etwas abweichend. Betrachten wir eine einzelne Eiröhre (Fig. 121. *A. B*), so finden wir dieselbe an dem einen Ende unter allmählicher Erweiterung an dem »Oviducte« inserirt, während das entgegengesetzte Ende zumeist dünn, häufig sogar in einen feinen fadenförmigen Fortsatz ausläuft. Sind zahlreiche Eiröhren in einem Ovarium vorhanden, so werden diese freien Enden unter einander verbunden angetroffen. Die eigentliche Bildungsstätte der Eier ist in jenen Endfäden zu suchen. Hier findet man Zellenmassen, welche die Eikeime vorstellen und von hier aus allmählich unter fortschreitender Differenzirung der Eiröhre abwärts rücken. Das Ei ist zwar als Zelle bereits in der eigentlichen Bildungsstätte unterscheidbar, aber es nimmt auf seinem Wege durch die Eiröhre noch bedeutend an Grösse zu, und man trifft demnach die grössten Eier am entferntesten von der Bildungsstätte und am nächsten dem Oviducte gelagert, während von hier aus immer kleinere, jüngere Formationen bis

gegen das vorhin erwähnte blinde Ende der Eiröhre sich hinter einander reihen. Die Länge einer Eiröhre steht also im Zusammenhange mit der Zahl der in ihr befindlichen Eier. Sie wird durch letztere in entsprechende Abschnitte oder Kammern getheilt, indem sich immer zwischen den Eier bergenden Stellen mehr oder minder auffällige Einschnürungen erkennen lassen. Das allmähliche Herabsteigen der Eier ist nicht nur mit einem Wachsthume verbunden, sondern es erleidet auch die Dottersubstanz mannichfache Veränderungen, und jedes Ei erhält, besonders im letzten Abschnitte der Röhre, eine äussere Umhüllung, deren Bildung von der Epithelschichte der Eiröhre ausgeht und als Cuticularbildung erscheint. Demzufolge entspricht eine Eiröhre oder eine Summe derselben keineswegs einer blos keimbereitenden Zeugungsdrüse, also nicht dem eigentlichen Ovarium irgend eines anderen Thieres, sondern sie erscheint als ein Organ, welches mit einer viel grösseren Functionsreihe betraut ist, und von dem nur das blinde Ende einem Ovarium analog erachtet werden darf, während die übrigen Abschnitte zum Theil jene Verrichtungen äussern, welche in anderen Thierabtheilungen auf besondere Organe (Oviduct, Uterus) vertheilt sind. — Die Länge oder Kürze der Eiröhren wurde vorhin mit der Anzahl der Eier in Zusammenhang gebracht. Am wenigsten zahlreich sind die Kammern bei den meisten *Dipteren*, wo nicht selten nur eine, häufiger zwei bis drei vorhanden sind. Auch bei vielen Käfern und Hemipteren kommen nur wenige Kammern vor. Länger erscheinen die Eiröhren der meisten *Hemipteren* und *Hymenopteren*, und die grösste Kammerzahl ergibt sich bei den *Neuropteren*, *Orthopteren* und endlich bei Schmetterlingen, deren Eiröhren durch zahlreiche Verengerungen wie Perlschnüre sich ausnehmen. (Vergl. hierüber die Fig. 122 und 123, welche in der Entfaltung wie in der Reduction zwei extreme Zustände versinnlichen.)

Fig. 121.



Gleich grosse Verschiedenheiten wie in der Kammerzahl ergeben sich auch in der Anordnung der Eiröhren am eigentlichen Oviducte. Wir treffen sie am Ende des letzteren vereint einmündend. Bei den Hemipteren und bei den

Fig. 121. *A* Eiröhre des Flohes. *o* Ei. *g* Keimbläschen. *B* Eiröhre eines Käfers (Carabus violaceus). *o* Eierfach, in zwei Abschnitte gesondert, davon *a* die Eizelle, *b* das Keimlager bezeichnet. Das Ei des letzten Faches ist entleert, die Eiröhrenwandung collabirt. (Nach LUBBOCK.)

Cicaden ist sogar jedes Astende des verzweigten Oviductes mit einer Gruppe von Eiröhren ausgestattet. Der jederseitige Eiröhrencomplex besteht somit aus einer sehr grossen Anzahl. Einfacher sind die Verhältnisse bei den Wanzen, die eine geringe Eiröhrenzahl am einfachen Oviducte tragen. Bei den Dipteren sind sie meist jederseits sehr zahlreich und zu einem dichten Büschel vereinigt. Sie inseriren sich auf die mannichfaltigste Weise, bald in einzelnen Reihen längs des ganzen Oviductes, bald in Gruppen an einzelnen Stellen desselben, bald besitzen sie wieder nur eine terminale Verbindung. In sehr schwankender Zahl (von wenigen bis über hundert) trifft man die Eiröhren der Hymenopteren. Auch die an Zahl geringern der Käfer (Fig. 122. *o*) halten meist das Ende des Oviductes büschelförmig besetzt. Ebenso sind die vier langen spiralig gerollten Eiröhren der Schmetterlinge am Ende des Oviductes angebracht. Mehr reihenweise Anordnung herrscht bei *Orthopteren* und *Neuropteren* vor; doch sind in der letzteren Ordnung auch wirtelförmige Gruppirungen vorhanden.

Die beiden, meist sehr kurzen Oviducte (Fig. 122. *ov*) vereinigen sich zu einem in der Regel erweiterten Ausführgange, der als »Scheide« bezeichnet wird, und mit dem sich auch die accessorischen Organe verbinden. Diese sind das schon oben erwähnte Receptaculum seminis (Fig. 122. *rs*) und die Bursa copulatrix (*bc*). Die Samentasche fehlt nur in wenigen Fällen. Sie wird von einem ovalen oder auch rundlichen Bläschen dargestellt, welches mit einem engeren Ausführgange von sehr wechselnder Länge versehen ist, und ist nicht selten paarig vorhanden, wie bei den *Cicaden* und manchen *Orthopteren*, oder sogar auch dreifach, wie dies für die *Dipteren* als Regel erscheint. Häufig ist das Receptaculum seminis als gleichmässig weiter, gewundener Blindschlauch gestaltet und kommt so sowohl einfach als auch doppelt in der Ordnung der *Hemipteren* vor. Mit diesem Organe ist häufig eine Anhangsdrüse verbunden, deren Bedeutung noch nicht sicher bestimmt ist. Sie erscheint als einfacher oder gabelig gespaltener Schlauch und mündet bei den Schmetterlingen und den meisten *Hymenopteren* ins geschlossene Ende der Samentasche. Sie kommt den Neuropteren zu und ist auch bei den Käfern vorhanden. Diese sehr verschiedenen Verhältnisse in der Zahl und Ver-

Fig. 122.

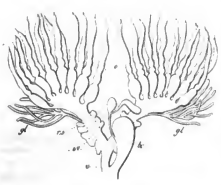
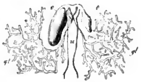


Fig. 122. Weibliche Geschlechtsorgane von *Hydrobius fuscipes*. *o* Eiröhren. *ov* Oviduct mit Drüsenanhängen besetzt. *gl* Schlauchförmige Drüsen. *v* Scheide. *bc* Begattungstasche. *rs* Receptaculum seminis. (Nach STEIN.)

bindung lehren, dass wir in der Samentasche kein Organ haben, welches seine Verbreitung einer gleichartigen Vererbung verdankt. Als zweites unmittelbar mit der Scheide verbundenes Organ ist die Begattungstasche (Bursa copulatrix) anzuführen, die als ein weiter, fast wie eine Ausstülpung der Scheidenwand erscheinender Blindsack sich darstellt (Fig. 122. *bc*). Die Verbreitung dieses Organes findet sich nur in einzelnen Ordnungen und auch da nicht allgemein. Am beständigsten und nicht selten von sehr beträchtlicher Ausdehnung erscheint die Bursa copulatrix der Käfer, wo sie zumeist noch einen engeren Verbindungscanal besitzt. Auch bei den Schmetterlingen mündet sie mit engem Gange in die Scheide, verhält sich aber dadurch eigenthümlich, dass sie ausserdem noch einen weiteren Ausführgang unter die weibliche Geschlechtsöffnung sendet und ihn getrennt von jener dort ausmünden lässt. Die Begattung der Schmetterlinge geschieht durch diesen Canal, während der Uebertritt der Spermatozoën aus der Begattungstasche in das Receptaculum seminis durch den vorhin erwähnten Verbindungsgang mit der Scheide vermittelt wird. Die Einmündungen beider Theile in der Scheide liegen einander gegenüber.

Die in die Scheide mündenden accessorischen Drüsenapparate erscheinen viel weiter differenzirt, als die ihnen entsprechenden Kittdrüsen der Krustenthiere, und bieten gleichfalls mannichfache Form- und Structurverhältnisse dar. Sie bestehen entweder aus einem Paar einfacher und dann meist lang gewundener Canäle (Schmetterlinge, viele Dipteren), oder es sind kurze Blindschläuche (Wanzen). Auch unpaarig können sie vorkommen (Cicaden). Andererseits bieten sie reiche Verästelungen (Fig. 123. *gl*) und sind dann paarweise vorhanden (Hymenopteren, vorzüglich Ichneumoniden und Tenthrediniden). Das Secret dieser Organe dient theils zur besonderen Umhüllung der Eier, die dadurch untereinander verklebt oder in eine gemeinsame, an der Luft meist erhärtende Gallertmasse eingebettet werden, theils wird es zur Befestigung der Eier an andere Gegenstände verwendet.

Fig. 123.



Mit der weiblichen Genitalöffnung stehen in der Regel noch einige wie Klappen erscheinende meist dem neunten Segmente des Abdomen zugehörige Integumentstücke in Verbindung, die in ihren Sculpturen immer genau dem männlichen Begattungsapparate angepasst sind; zuweilen sind sie zangenartig gestellt und bestehen aus seitlich gegeneinander wirkenden Fortsätzen. In höherer Ausbildung setzen sie jene Organe zusammen, welche in der Ordnung der Orthopteren (Locustiden und Achetiden) als Legeröhren, in der Ordnung der Hymenopteren als Legestachel oder Legebohrer bekannt sind. Sie dienen theils zur Leitung der gelegt werdenden Eier, theils zur Herstellung von Oeffnungen in irgend welche Gegenstände, denen die Eier beigebracht werden sollen (Schlupf- und Holzwespen, Cicaden u. a.).

Fig. 123. Weibliche Geschlechtsorgane von *Melophagus*. *o* Eiröhren. *u* Uterus. *gl* Anhangsdrüsen. (Nach LEUCKART.)

Das Verhalten der Eiröhren steht mit dem Entwickelungsgrade der Eier selbst in directer Verbindung, da sowohl die Länge der Rohren als ihr Caliber von den in ihnen sich entwickelnden Eiern abhängig erscheint. Die Eier selbst sind Differenzirungen der in dem Ende der Eiröhren befindlichen Zellen, doch ergeben sich im Speciellen manche interessante Verschiedenheiten. Von der indifferenten Anlage aus lassen sich diese am besten verfolgen. Wir sehen dann, wie jene Zellen gegen die Eiröhren hinab in Zellgruppen übergehen. Im einfachsten Falle sondern sich hieraus grössere Zellen ab, welche die Eizellen vorstellen, indess kleinere eine Epithellage um dieselben bilden. Die Eiröhre enthält dann ausser den indifferenten Zellen nur Eier und Epithelzellen. Die Eier bilden je nach ihrem Umfange verschiedene Ausbuchtungen der Eierröhre, und folgen unmittelbar auf einander. (Vergl. oben Fig. 121. A.).

In einem andern Falle gehen ausser den genannten Elementen noch andere aus der Differenzirung hervor. Die Epithellage umgibt auch hier die eigentliche Eizelle, aber gegen das blinde Ende der Eiröhre zu findet sich noch ein aus 2, 3, oder vielen Zellen bestehender Haufen (Dotter, Lubbock; Keimlager, Leydig). Die Zellen werden entweder mit dem Ei zusammen von einer Eiröhrenkammer umschlossen, oder sie sind von der die Eizelle bergenden Kammer durch eine Einschnürung getrennt, so dass einem das Ei umschliessenden Abschnitte ein anderer mit Zellen gefüllter vorhergeht. (Vergl. oben Fig. 121 B.) Diese Zellen werden zur Ernährung der Eizelle verwendet, sie verschmelzen entweder mit der Eizelle, nachdem ihr Kern verschwunden ist, oder sie gehen nach und nach in die Substanz der Eizelle über. Ihr Umfang steht daher zum Umfang des Eies in der Regel im umgekehrten Verhältnisse. Eine solche functionelle Beziehung kommt auch noch dadurch zu Stande, dass das vom Ovarialabschnitte der Eierröhre entfernter liegende Ei durch eine stielartige Verlängerung in den ersten Abschnitt sich fortsetzt und mit dort befindlichen Zellen in Verbindung steht, z. B. bei Aphiden.

Diese eigenthümliche, vielfach abgestufte Erscheinung beruht wieder auf einer Arbeitstheilung. Ein Theil der Ovarialproducte wird nicht mehr direct zu Eiern, sondern stellt blosses Ernährungsmaterial der Eier vor, wie es bei den Würmern von einem besonderen Abschnitte der Geschlechtsdrüse, dem sogenannten Dotterstocke, geliefert wird. (Vergl. S. 286.) In anatomischer Hinsicht sind diese Zustände der Arbeitstheilung an den Eierröhren der Insecten noch auf einer niedern Stufe, da beiderlei Producte an einer und derselben Stätte entstehen. Ueber die Eibildung vergl. Lubbock, Phil. Trans. 1857. Claus, Z. Z. 1864. S. 42. Leydig, N. Act. Acad. L. C. XXXIII.

Von den Eiern hat man die sogenannten *Pseudova* (Huxley) unterschieden, Bildungen, die theilweise durch den Mangel eines Keimfleckes charakterisirt sind, wie die Producte der weiblichen Geschlechtsdrüse gewisser Generationen der Aphiden und Cocciden. Da die Organe dieselben sind wie jene, in denen wirkliche Eizellen entstehen, und da in einzelnen Fällen dasselbe Individuum jene Pseudova und wahre Eier zu verschiedenen Zeiten hervorbringen kann, ist es zweckmässig, die Kluft zwischen jenen beiderlei Producten des Eierstocks nicht für so gar tief zu erachten. Jene Gebilde gehören als Glieder in eine bei den Insecten sehr verbreitete Erscheinungsreihe, die mit dem als Parthenogenesis bezeichneten Verhalten beginnt, und bis zu einem scheinbaren Generationswechsel hinführt. Die Gesammterscheinung beruht in einer Emancipation des Eies von der Einwirkung des männlichen Zeugungsstoffes. Im einfachsten Falle ist an den Eiern keine anatomische Verschiedenheit, und ein Theil derselben entwickelt sich ohne vorhergegangene Befruchtung, indess die andern der Befruchtung bedürfen. Die Parthenogenesis der Bienen, Wespen und vieler anderer Insecten gehört hieher. Weiter sondert sich das Verhältniss, indem dasselbe Individuum nicht mehr zur selben Zeit jene Eier producirt, und dann sind die emancipirten Ovarialproducte meist different zusammengesetzt (Pseudova). Noch weiter sondert sich die Bildung jener Eier auf verschiedene Individuen, indem ganze Generationen der Einwirkung des Samens auf ihre

Zeugungsstoffe entbehren können (Blattläuse), und dabei zugleich auf eine tiefere Organisationsstufe sinken. Endlich entstehen diese Gebilde in einem noch früheren Entwickelungsstadium der Thiere aus der noch indifferenten Keimdrüse, und dann ist der Fall gegeben, der bei Ceridomyen sich findet, den wir also ebenso wie die anderen, an die er unmittelbar sich anschliesst, von einer vorhergegangenen geschlechtlichen Differenzirung ableiten müssen.

Von den vielfachen Sculpturen der von der Epithellage der Eiröhre abgesonderten Eihülle (Chorion) sind die meist an einem Pole des Eies gelagerten Mikropyl-Gebilde, (engere oder weitere mit mannichfachen Ausmündungen versehene Canälchen) in functioneller Beziehung von Bedeutung. Zahlreiche Beschreibungen gab Leuckart davon (A. A. Ph. 1855).

Unter den Anhangsgebilden, die als Differenzirungen der Wand der Ausführwege entstehen, hat man dem Receptaculum seminis, dessen Verbreitung v. Siebold nachwies (A. A. Ph. 1837. Arch. Nat. 1839), einen grossen Werth zugeschrieben. Das bei der Begattung zuerst in die Bursa copulatrix entleerte Sperma scheint von da in jenen Anhang zu gelangen, und soll von hier aus die an der Insertion der Samentasche vorbei passirenden reifen Eier befruchten. Bei sehr vielen Insecten (besonders Hymenopteren) halten sich die Samenfäden in jener Tasche lange Zeit hindurch befruchtungsfähig, so dass nicht allein eine einzige Begattung zur Befruchtung mehrerer Serien von Eiern ausreicht, sondern auch bei manchen Gattungen, deren Weibchen überwintern, die Samenfäden im folgenden Frühjahre lebensfähig im Receptaculum seminis angetroffen werden. Dass diese Tasche aus Umbildung anderer Anhänge hervorging, ist wahrscheinlich. Auch macht der Mangel eines Muskelbelegs an der Wand der Tasche die ihr zugetheilte Function problematisch (Leydig), wenn auch die Annahme einer solchen Beziehung durch das gänzliche Fehlen dieses Gebildes bei der ungeschlechtlich sich vermehrenden Generation der Aphiden sich aufzudrängen scheint.

Als Beispiele der mannichfachen Anpassungsverhältnisse einzelner Theile des Geschlechtsapparats können noch folgende Einrichtungen erwähnt werden. Bei lebendig gebärenden Dipteren bildet die Scheide eine taschenförmige Ausbuchtung, ähnlich einer Begattungstasche, in welche die befruchteten Eier aufgenommen werden, um da ihre Entwickelung zu durchlaufen. Bei anderen (z. B. Hippobosciden) ist die Scheide unterhalb der Einmündung des Receptaculum seminis zu gleichem Zwecke erweitert (vergl. Fig. 123 u). Auch die Anhangsdrüsen können in andere Verwendung treten. Bei pupiparen Dipteren (z. B. Melophagus) sondern diese Drüsen während der Entwickelung des Embryo eine körnchenhaltige Flüssigkeit ab, von welcher das junge Thier während des Larvenzustandes sich nährt.

Ueber die weiblichen Geschlechtsorgane der Insecten s. J. Müller, de gland. sec. struct. 1830. u. N. A. A. L. C. XII. 1825. Suckow in Heusinger's Zeitschrift II. S. 231. Stein, Vergleichende Anat. u. Physiologie der Insecten I. 1847 (Weibl. Geschlechtsorgane der Käfer), ferner Leydig, N. A. A. L. C. XXXIII. 1866.

Bezüglich der weiblichen Begattungsorgane s. die ausführlichen Darstellungen von Lacaze-Duthiers: sur l'armure génitale femelle. Ann. sc. nat. III. XII. XIV. XVII. XVIII. XIX.

§ 146.

Die männlichen Geschlechtsorgane der Insecten stellen in ihrer Anlage sehr häufig Wiederholungen der weiblichen Organe vor, so dass auch die einzelnen Abschnitte in beiden nicht selten einander entsprechen. Die immer zu zweien vorhandenen, nur in seltenen Fällen zu einem Organe verschmolzenen Hoden werden ganz nach Art der Ovarien aus Blindschläu-

chen zusammengesetzt, die wiederum in verschiedener Zahl und Grösse, sowie in mannichfaltiger Anordnung sich unter einander verbinden (Fig. 124 und 125). Die Vereinignng der beiderseitigen Hoden ist bei Schmetterlingen ein häufiges Vorkommen. Beide sind aber hier in früheren Entwickelungszuständen getrennt, sogar in mehrere Abtheilungen unterscheidbar, und erst mit der vollständigen Ausbildung findet die allmähliche Vereinigung statt. Diesem Verhältnisse zufolge tritt uns in der einfachen Hodenbildung der Schmetterlinge eine erst im Laufe der Entwickelung erworbene Einrichtung

Fig. 124.

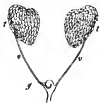


Fig. 125.



entgegen. Zwei einfache, längliche und immer getrennte Hodenschläuche besitzen die *Dipteren* und *Strepsipteren*, sowie auch manche *Neuropteren*. Auch bei manchen Käfern ist diese Form dadurch vertreten, dass jeder Hoden einen langen, knäuelförmig zusammengewundenen Blindschlauch darstellt, der dann von einer besondern Membran umgeben wird (Laufkäfer). Aus zahlreichen Schläuchen sind die Hoden der übrigen Insecten zusammengesetzt. So erscheint jeder Hoden der meisten *Hemipteren* bald aus mehreren, unter einander zu einem fächerförmigen Organe verbundenen, bald aus vielen getrennten Schläuchen bestehend; und diese Form findet auch bei einer grossen Anzahl von Käfern Vertretung. Aus dicht aneinandergereihten und so eine einzige Masse darstellenden Schläuchen oder auch aus runden, traubenförmig gruppirten Bläschen bestehend, erscheint jeder Hoden der meisten *Orthopteren*, und ähnliche Bildungen sind auch bei den *Hymenopteren* vorhanden.

Die Ausführgänge der einzelnen Hodenschläuche treten zu Samenleitern zusammen, die sich jederseits zu einem Vas deferens (Fig. 124 *v*, Fig. 125 *vd*) vereinigen, welches bei enger mit einander verbundenen Schläuchen unmittelbar aus der Vereinigung der letzteren hervorgeht. Die Längenentfaltung der beiden Samenleiter ist zwar im Allgemeinen nur gering, allein in manchen Fällen wird sie sehr beträchtlich, und dann können die knäuelförmig zusammengewundenen Canäle auch als Samenbehälter fungiren. In dieser

Fig. 124. Hoden und deren Ausführgänge von *Acheta campestris*. *t* Hoden. *v* Vas deferens. *g* Samenblase.

Fig. 125. Männliche Geschlechtsorgane von *Melolontha vulgaris*. *t* Hoden. *vd* Vas deferens. *vs* Erweiterter Abschnitt desselben. *gl* Gewundene Anhangsdrüsen.

Bedeutung besitzen sie häufig Erweiterungen eines Abschnittes (Fig. 125. *vs*). Diese fehlen auch an den kürzeren Canälen nicht ganz, indem bei manchen Insecten das Ende derselben eine Anschwellung darbietet. Aus der Vereinigung beider Samenleiter geht ein gemeinsamer Ausführgang (Ductus ejaculatorius) hervor, der gleichfalls bedeutenden Längeverschiedenheiten unterworfen ist, und nicht minder stellenweise zur Ansammlung des Sperma dient.

Die accessorischen Drüsenorgane sind in der Regel gleichfalls paarig vorhanden. Sie erscheinen wie jene des weiblichen Apparates entweder als lange, gewundene Canäle (Fig. 125. *gl*) oder als kürzere büschelförmig gruppirte oder verästelte Schläuche, die an verschiedenen Stellen den Ausführwegen des Samens angefügt sind.

Die männlichen Begattungsorgane der *Insecten* sind, wie schon erwähnt, den weiblichen ähnlich und werden aus sehr mannichfaltig gestalteten, die Geschlechtsöffnung umfassenden chitinisirten Leisten und klappenartigen Vorrichtungen, die grossentheils aus den letzten metamorphosirten Abdominalsegmenten hervorgehen, zusammengesetzt. Sie theilen sich in solche, welche nur zu einer äusseren Copula dienen, und andere, welche mit einer Ruthe vergleichbar, die Immissio vollziehen. Die letzteren Bildungen werden entweder durch eine äusserlich angebrachte oder von innen aus hervorstreckbare weiche oder festere Röhre dargestellt, in welche der Ductus ejaculatorius sich fortsetzt, und die an ihrem Ende häufig noch zangenähnliche Organe trägt. Bei den Käfern ist dies Begattungsorgan von einer im Abdomen verborgenen dickwandigen Chitinkapsel umschlossen, welche häufig eine beträchtliche Grösse besitzen kann, und zu ihrer Hervorstreckung und Einziehung besondere Muskelapparate besitzt.

Die Formbestandtheile des Sperma stellen bei den Insecten bewegliche Faden vor, die meist nach beiden Enden in einen feinen Fortsatz auslaufen. Eigenthümlich ist die Verbindung dieser Faden zu Buscheln, oder ihre zweizeilige Aufreihung an ein stäbchenförmiges Gebilde, wodurch ein spermatophorenartiges Verhalten entsteht. Diese Gebilde sind besonders bei Orthopteren beobachtet.

Bezüglich der mannichfaltigen Form der Hoden ist noch das Zerfallen in eine grössere Anzahl von Gruppen anzuführen, indem jederseits 2—12 mit einem besonderen Ausführgange versehene Hoden vorkommen (Fig. 125 t). Jeder Hoden setzt sich wieder aus einer verschiedenen Zahl meist rosettenförmig angeordneter Follikel zusammen. Dies Verhalten trifft sich bei vielen Käfern (Lamellicornia, Longicornia, Rhynchophora u. a.)

Die Verbindung der accessorischen Drüsen mit den Ausführwegen des Samens ist entweder gemeinschaftlich mit den Samenleitern am Ductus ejaculatorius (Diptera, Lepidoptera, manche Coleoptera), oder sie vereinigen sich schon mit dem betreffenden Samenleiter selbst, der dann von der Insertionsstelle an beträchtlich erweitert ist (Hymenoptera). Endlich können sie auch erst im Verlaufe des Ductus ejaculatorius sich einfügen (Orthoptera, Hemiptera).

Bezüglich der Begattungsorgane und der dazu verwendeten Segmente und Modificationen des Chitinskelets sind im Allgemeinen ähnliche Einrichtungen wie am weiblichen Apparate. Eine eigenthümliche Einrichtung bieten die *Libelluliden* dar, indem die Begattungsorgane von der am Hinterleibsende befindlichen Ausmündung der Samenwege weit

entfernt liegen. An der Bauchseite des zweiten Abdominalsegmentes liegt inmitten einiger einen Haftapparat bildender Anhänge eine einfache oder mehrgliedrige Ruthe verborgen, die noch mit einem besonderen Samenbehälter in Verbindung steht. Vor der Begattung wird diese Samenblase durch Umbeugen des Abdomen von der Mündung der Samenwege aus gefüllt, so dass das Hinterleibsende des Männchens bei der Begattung selbst nicht betheiligt ist. Vergl. RATHKE, de Libellulor. part. genitalibus Regiomonti 1832. Aus welcher primitiven Einrichtung dieses Verhalten hervorging, ist noch unermittelt, und doch wird es aus Anpassungen abgeleitet werden müssen. Solche führen bei den Insecten auch manche andere Organe in die Dienste der Geschlechtsfunction. In naher Beziehung zum Begattungsgeschäfte stehen noch jene Einrichtungen, die bei den Männchen vieler Insecten an den Gliedmaassen vorkommen und zum Ergreifen und Festhalten des Weibchens dienen oder eine dauerndere Copula bewirken, Einrichtungen, die so mannichfaltig sind wie die übrige Organisation dieser Abtheilung, doch als einzelne Erscheinungen, oft sogar nur auf die Species beschränkt, wenig vergleichend anatomisches Interesse darbieten können.

Sechster Abschnitt.

Mollusken.

Allgemeine Uebersicht.

§ 147.

Wie im Arthropoden- oder Cölenteratenstamme bietet sich auch für die Mollusken eine ziemlich scharfe Begrenzung, und wir vermögen in den hierher gerechneten Classen bei aller Mannichfaltigkeit der Organisation verwandtschaftliche Beziehungen zu erkennen. Wenn auch die bezüglichen Organisationsformen nicht in allen ihren Einrichtungen diese Erkenntniss in gleich günstigem Maasse gestatten, und sogar für einzelne Abtheilungen grössere Schwierigkeiten sich erheben, so ist doch vieles vorhanden, was uns die Zusammengehörigkeit andeutet.

Der Mangel schärfer ausgesprochener Verbindungen erklärt sich aus dem frühzeitigen Auftreten der meisten Abtheilungen der Mollusken in der Geschichte der Organismen. Die in gegenwärtiger Periode lebenden erscheinen gegen die ausgestorbenen nur als ein ausserordentlich kleiner Bruchtheil des gesammten formenreichen Thierstammes. Indem derselbe nur in wenigen Abtheilungen sich fortgesetzt hat, vermissen wir die verknüpfenden Formen.

Von den Annulaten unter den Würmern, sowie von den Arthropoden unterscheiden sich die Mollusken durch die mangelnde oder doch nicht äusserlich ausgesprochene Metamerenbildung. Es bestehen aber manche Verhältnisse, die uns zu der Ansicht leiten, dass bei den Urformen einiger, vielleicht aller Abtheilungen eine Metamerenbildung, wenn auch nur in ganz geringem Maasse, bestanden habe. Nur durch diese Voraussetzung werden manche Organisationszustände verständlicher. Wir werden dadurch auf die Spuren verwandtschaftlicher Beziehungen zu einem andern Thierstamm, nämlich zu den Würmern geleitet, und werden in diesen, wenn auch in weiter Ferne, die Verbindungen wahrnehmen, welche den Stamm der Mollusken als einen Zweig des Gesammtstammbaums des Thierreichs bestimmen lassen. — Für die ganze Abtheilung charakteristisch sind Gehäuse- und Schalenbildungen[1], die mit dem Integument in Zusammenhang stehen, und nur bei ganz wenigen vollständig — auch für frühe Entwickelungsstadien — fehlen.

Der Organisationswerth der einzelnen Abtheilungen in phylogenetischer Richtung ist sehr schwer zu bestimmen. Das Maass der Complication des Organismus ist bei Allen auf ziemlich gleicher Höhe, sowie auch durchaus keine die einzelnen Abtheilungen oder Classen in engerer Abhängigkeit von einander darstellende Auffassung sich sicher begründen lässt. Als erste und zugleich niedrigste Abtheilung sehe ich die Classe der *Brachiopoden* an. Bei ihnen ergeben sich manche an Würmer erinnernde Organisationseinrichtungen, wenn auch die in eine dorsale und eine ventrale Hälfte getheilte Schale, sowie die Befestigung der Thiere sondernde Eigenthümlichkeiten sind. Die Brachiopoden zerfallen in zwei Unterclassen, deren Charaktere dem Verhalten der beiden Schalenklappen entnommen sind: Angellose, *Ecardines* und Angelschalige, *Testicardines*. Die letzteren müssen den ersteren gegenüber als höher entwickelt gelten.

In der zweiten Abtheilung der Mollusken vereinige ich die Lamellibranchiaten, die Cephalophoren und die Cephalopoden. Sie zeigen in sehr vielen Organisationsverhältnissen eine nähere Verwandtschaft. Ihr Kreislaufapparat weist ein in Kammer und Vorkammer geschiedenes Herz auf, daher sie mit HÄCKEL als *Otocardier* bezeichnet werden mögen. Bei allen treffen wir eine Sonderung eines Theiles des dorsalen Integumentes in eine als »Mantel« bezeichnete Duplicatur, die in verschiedenem Maasse über den übrigen Körper vorwächst. An letzterem zeichnet sich die ventrale Fläche als »Fuss« aus, oder lässt wieder besondere Gebilde hervorgehen. Mit dem Mantel steht eine Schale in Verbindung. Das Gemeinsame der Organisation lässt jedoch nicht den Grad der Verwandtschaft erkennen, und es kann nicht angegeben werden, welche der drei Classen der Grundform am nächsten steht. Als niederste Classe dürfen wir die *Lamellibranchiaten* (*Acephalen*) betrachten. Die Mantelbildung erreicht einen hohen Grad, so dass sie sammt der sie überkleidenden, in eine rechte und linke Klappe zerfallenden Schale, den übrigen Körper zu umschliessen vermag. Zwischen Mantel und Fuss ragen die blattförmigen Kiemen vor. Dagegen fehlt ein Kopftheil des Körpers und mit ihm die diesen sonst auszeichnenden Sinnesorgane. Nach dem Verhalten des Mantelrandes

werden die Muschelthiere wieder in drei Ordnungen geschieden. Der primitiven Form am nächsten stehen davon die *Asiphonia*, bei denen der Mantel keine Verwachsungen bietet. Solche treten bei den *Siphoniata* auf. Vom Mantelrande geht die Bildung von Athemröhren aus. Durch Fortschreiten dieses Vorganges bildet sich die Ordnung der *Tubicolen* (Teredo), die am weitesten von der Stammform entfernt sind.

Die zweite Classe der Otocardier bilden die *Cephalophoren*, die durch die Entwickelung eines Kopftheils von der vorigen Classe geschieden sind. Mit dem Kopfe sind besondere Mundorgane entfaltet. Der Mantel entwickelt sich nie bis zur völligen Umschliessung des Körpers, und sondert nur eine einklappige, dem Rücken angehörige Schale ab, die in verschiedenem Maasse ein Schutzorgan für den Körper abgibt. Zahlreiche Modificationen bietet der Fuss dar. Als Unterclassen müssen die Scaphopoden, Pteropoden und Gasteropoden unterschieden werden. Die *Scaphopoden* (Dentalium) schliessen sich durch geringe Entwickelung des Kopfes näher an die Lamellibranchiaten an. Auch einige andere Organisationsverhältnisse deuten darauf, dass sie sich vom Stamme der Otocardier sehr frühe abgezweigt haben. Aehnliches gilt von den *Pteropoden*. Ob diese den Vorgehenden nahe verwandt, scheint sehr zweifelhaft, jedenfalls haben sie eine von den Scaphopoden divergente Differenzirungsweise eingeschlagen. Als gemeinsamer Charakter der Pteropoden gilt die Umbildung der Seitentheile des Fusses in flossenartige Organe, die dem sonst rudimentären Kopfe ansitzen. Nach dem Besitz oder dem Mangel einer Schale werden sie in *Gymnosomata* und *Thecosomata* getheilt. In die dritte Unterclasse stelle ich die *Gasteropoden*. Sie nehmen durch die Entwickelung des Kopfes eine höhere Stufe ein als die vorigen. Der Fuss ist ansehnlich ausgebildet. Ein Gehäuse, und damit auch ein Mantel, ist Allen gemeinsam, wenn auch bei vielen nur vorübergehend, während früher Entwickelungsstadien. Ich theile die Gasteropoden nach den Athemorganen in Branchiata und Pulmonata. Die *Gasteropoda branchiata* besitzen zwischen Mantel und Fuss, meist in einer unter dem Mantel gebildeten Einbuchtung eingebettet die Kiemen. Nach den Lagerungsbeziehungen dieser Kiemen zu dem Herzen hat man Opisthobranchiaten und Prosobranchiaten unterschieden. Beide Ordnungen stehen einander gleichwerthig gegenüber, und man kann in jeder niedere Formen unterscheiden, nicht aber die eine Ordnung von der andern ableiten, denn während die Opisthobranchiaten durch ihre innere Organisation sich auf eine tiefere Stufe stellen, geschieht dasselbe für die Prosobranchiaten durch die äussere Organisation. Sie bewahren alle die Schale, die sich bei ihnen zu einem oft ansehnlichen Gehäuse entwickelt, welches einen grossen Theil der in den Mantel eintretenden Eingeweide birgt. Eine ganz selbständige Stellung nimmt unter ihnen *Chiton* ein, welcher durch den Mangel eines der Gasteropodenschale gleichwerthigen Gehäuses eine Ausnahme bildet. Auch durch andere Einrichtungen gibt sich zu erkennen, dass hier eine vom Branchiatenstamme sehr frühe abgezweigte Form besteht. Dagegen erscheinen als eine spätere Abzweigung die *Heteropoden*, die sich wesentlich nur durch die besondere Differenzirung des Fusses in eine senkrechte Ruderflosse von den übrigen Prosobranchiaten verschieden erweisen.

Die *Opisthobranchiaten* stellen sich durch den bei ihnen herrschenden Hermaphroditismus in geringerer Differenzirung dar als die Prosobranchiaten. Bezüglich des Verhaltens ihrer Athemorgane zeigen sie mehrfache Rückbildungsstufen, für welche einzelne Abtheilungen aufgestellt werden müssen. Die am mindesten veränderte umfasst die *Pleurobranchiaten*, bei denen entweder eine einseitige oder eine doppelseitige Kieme vorkommt. Da Schale und Mantel nur wenig entwickelt sind, hat die Kieme eine meist oberflächliche Lagerung. Immer stimmt sie aber darin im Wesentlichen mit den Prosobranchiaten überein. Weiter entfernt stehen die *Gymnobranchiaten*, bei denen Schale und Mantel nur während des Larvenstadiums vorhanden sind. Sie verlieren beide Bildungen vor dem Hervorsprossen der Kiemen. Die letzteren entstehen dann in Form von Fortsätzen des Rückenintegumentes, auf beiden Seiten symmetrisch vertheilt, oder nur an beschränkten Stellen, indem ein Theil der ursprünglich ausgebreitet vorkommenden Fortsätze nicht mehr zur Entwickelung kommt. Als eine dritte Unterabtheilung endlich sehe ich jene an, bei denen gar keine Kiemen sich entwickeln. Diese *Abranchiaten* sind die am weitesten vom gemeinsamen Branchiatenstamme sich entfernenden Gasteropoden, welche durch ihre gleichfalls schalenbesitzenden Larven von ihrer Abstammung von beschalten, und, wie man daraus mit Sicherheit schliessen darf, auch kiementragenden Gasteropoden Zeugniss ablegen. Die in dieser Abtheilung gegebenen Charaktere müssen daher als auf dem Wege der Rückbildung erworbene beurtheilt werden.

Als zweite Unterabtheilung der Gasteropoden sind die *Pulmonaten* anfzuführen. Grossentheils Landthiere oder Bewohner des süssen Wassers, sind es die am spätesten von den Gasteropoda branchiata her differenzirten. Da sie Zwitter sind, stellen sie sich den Opisthobranchiaten näher, ohne dass jedoch daraus für verwandtschaftliche Beziehungen ein sicherer Schluss sich ergibt.

Die dritte Gruppe der Otocardier bildet die Classe der *Cephalopoden*, welche zugleich die am höchsten entwickelten Mollusken sind. Nicht blos der mit hoch entwickelten Sinnesorganen ausgestattete Kopftheil des Körpers, sondern auch manche andere Einrichtung rechtfertigt diese Stellung. Schwer zu beurtheilen bleiben jedoch die Beziehungen zu den übrigen Otocardiern. Am meisten noch finden sich in der allgemeinen Organisation Anklänge an die Pteropoden. Die seitliche Differenzirung des Fusses, wie auch die Lagerung der Kiemenhöhle können als solche Uebereinstimmungen hervorgehoben werden. Immerhin muss aber diese Verwandtschaft als eine sehr ferne betrachtet werden. Wir theilen die Cephalopoden in zwei Unterclassen, wovon die der *Tetrabranchiaten* die tiefer stehende ist. Ihr gehört die grösste Mehrzahl der fossilen Formen an, und zwar jener, welche als die ältesten sich erweisen. Die zweite Unterclasse begreift die *Dibranchiaten*, später entwickelte, aber auch höher organisirte Formen, denen bei weitem die Mehrzahl der lebenden Cephalopoden zugehört.

Für die Verbindung der Mollusken mit den Würmern konnen bisjetzt keine einzelnen Uebergangsformen nachgewiesen werden. Brachiopoden und Cephalopoden scheinen die ältesten und dadurch auch die jener Abzweigung nächsten zu sein. Dagegen sind

Cephalophoren und Lamellibranchiaten wahrscheinlich wieder gemeinsamen Stammes, der sich von Cephalopoden herleitet. Eine speciellere Beziehung der Brachiopoden zu den *Bryozoen*, oder der Lamellibranchiaten zu den *Tunicaten* (Ascidien) ist nicht streng zu begründen, und die in dieser Richtung gemachten Versuche, denen ich selbst früher das Wort redete, muss ich jetzt, nach genauerer Prüfung, für nicht stichhaltig erklären. Damit lockert sich die Verbindung der Bryozoën und Tunicaten mit den Mollusken ganz bedeutend, und ich zog vor, dieselben ganz aus dem Molluskenstamme auszuscheiden und den Würmern einzuverleiben; die letzteren, ohnehin aus ziemlich verschiedenen Gruppen zusammengesetzt, verlieren dadurch nicht an Einheitlichkeit, während der Molluskenstamm durch jene Ausscheidung bedeutend gewinnt. Was in ihrer Stellung zweifelhafte, und deshalb nicht selten für Vermittelungsformen gehaltene Organismen betrifft, wie z. B. *Rhodope*, so sehe ich hiebei nichts, was zwänge, sie den Mollusken einzureihen. Der Mangel von Kreislauforganen, sowie das Fehlen eines Excretionsorgans schliesst Rhodope bestimmt von den Gasteropoden aus. Vielleicht stellt sie sich als ein Seitenzweig der Plattwürmer, speciell der Turbellarien heraus. Ueber die Organisation vergl. Kölliker (in Giornale dell' J. R. Istituto Lombardo VIII. 1847), der bestimmteste Aufschluss wird von der Entwickelungsgeschichte zu erwarten sein.

Durch sorgfältige Beachtung der Entwickelungszustände wird die oben dargelegte Auffassung des Verhältnisses der einzelnen Cephalophoren-Abtheilungen einleuchten, vorzüglich die Stellung der Gymnobranchiaten und Abranchiaten zu den Gasteropoda branchiata. Man könnte, jenem entgegen, die Verbreitung der embryonalen Gehäuse als Anpassungszustände ansehen, wie man gemeinlich die embryonalen Organe früher mehr nach ihrer functionellen Bedeutung würdigte und die dabei im Spiele befindlichen Vererbungsverhältnisse unbeachtet liess. Eine solche Auffassung ist nicht blos einseitig, sondern auch unrichtig. Die grosse Verbreitung, unter den verschiedensten sonstigen Verhältnissen der Organisation, weist uns für die Gehäusebildung unbedingt auf ein vererbtes Verhältniss hin. Es ist ein festes Entwickelungsgesetz, dass embryonale Organe als vererbte sich um so früher bilden, je älter die Einrichtung ist, so dass die Larvengehäuse der verschiedenen, später nackten Cephalophoren (Gymnosomata unter den Pteropoden und Gymnobranchiaten und Abranchiaten unter den Gasteropoden), die zu den frühest auftretenden Organe gehören, dadurch sich als Organe des Urstamms der Cephalophoren kundgeben. Jene nackten Cephalophoren setzen somit sämmtlich gehäusetragende voraus, und deshalb liegt in ersteren kein niederer Zustand, sondern eine durch Rückbildung eines Organes ausgesprochene Weiterentwickelung vor uns. Wie wenig diese partielle Rückbildung den Gesammtorganismus trifft, geht aus dem Verhalten der Athmungsorgane der Gymnobranchiaten (vergl. darüber unten), sowie aus der übrigen Organisation hervor, die eine hohe ist. Dass diese Betrachtungsweise die Annahme einer näheren Verwandtschaft der Gymnobranchiaten und Abranchiaten mit den Plattwürmern ausschliesst, ist selbstverständlich.

Literatur.

Im Allgemeinen: Cuvier, Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris 1817. — Van Beneden, Exercices zootomiques. Fasc. I. II. Bruxelles 1839. — Quoy u. Gaimard, Voyage de l'Astrolabe. Zoologie. — Delle Chiaje, Descrizione e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore. Napoli 1841—44. — Ueber die Gewebe der Mollusken: Boll, in M. Schultze's Archiv für mikroskop. Anat. Supplement 1869.

Brachiopoden: Owen, On the anatomy of the Brachiopoda. Transact. zoolog. soc. Vol. I. 1835. — C. Vogt, Anatomie der Lingula anatina in der Denkschr. der schweiz. Gesellsch. für d. gesammt. Naturwiss. Bd. VII. 1842. — Huxley, Ann. Mag. Nat. hist. 1854. Lond. Edinb. Phil. Journal. 1854. S. 285. — Gratiolet, Journal de Conchylio-

logie 1857. 60. — A. Hancock, Phil. Transact. 1858. — Lacaze-Duthiers, Sur la Thecidie. Ann. sc. nat. IV. xv.

Lamellibranchiaten: Poli, Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatome. III Tom. 1791—1795. — Bojanus, Ueber die Athem- und Kreislaufwerkzeuge der zweischaligen Muscheln. Isis 1819. 1820. 1827. — Deshayes, Art. Conchifera in Todd's Cyclopaedia. Vol. I. 1836. — Garner, On the anatomy of the lamellibranchiate Conchifera. Transact. zoolog. Soc. London. Vol. II. 1841. — Quatrefages, Anatomie von Teredo. Ann. des sc. nat. III. xi. — Keber, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichthiere. 1851. — v. Hessling, Die Perlmuscheln. Leipzig 1859. — Lacaze-Duthiers, (Anatomie von Anomya). Ann. sc. nat. IV. ii. — L. Vaillant, Sur la fam. de Tridacnides. Ann. sc. nat. V. iv.

Cephalophoren: Quoy et Gaimard, Voyage de l'Astrolabe. Paris 1832. — Nordmann, Monographie des Tergipes Edwardsii. Mém. de l'Acad. Imperiale de St. Pétersbourg. IV. 1843. — Quatrefages, Mémoire sur les Gasteropodes phlebentérès. Ann. sc. nat III. i. 1844. Ferner iv. 1845. — Alder and Hancock, Monograph of the british Nudibranchiate Molluska. Ray Soc. I—VII. 1845—55. — Hancock and Embleton, On the anatomy of Eolis. Ann. of nat. hist. XV. 1845. — Dieselben, On the anatomy of Doris. Philos. Transact. 1852. T. II. — Hancock, Anatomy of Doridopsis. Transact. Linn. Soc. XXV. — v. Middendorff, Anat. v. Chiton. Mém. Acad. de St. Pétersbourg. VI. vi. 1849. — Leydig, Ueber Paludina vivipara. Z. Z. II. — Huxley, On the morphology of cephalous Mollusca. Phil. Transact. 1858. — Gegenbaur, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1855. — Souleyet, Voyage de la Bonite. Zoologie. T. II. 1852. — Bergh, Bidrag til en Monographi ef Marseniaderne. Kongl. dansk. Vidensk. Selsk. Skrifter. 1853. — Derselbe, Anatomisk Undersögelse of Fiona atlantica. Vidensk. Meddelelser for 1857. — Derselbe, Anatomisk Bidrag til Kundskab om Aeolidierne. Danske Videnskab. Selskabs Skrifter. 1864. — Derselbe, Bidrag til en Monographi of Pleurophyllidierne. (Naturhist. Tidsskrift. 3 Räkke. 4 Bind. 1866). — Claparède, Anatomie und Entwicklungsgesch. der Neritina fluviatilis. A. A. Ph. 1857. — Derselbe, Beitrag zur Anat. des Cyclostoma elegans. A. A. Ph. 1858. — Lacaze-Duthiers, Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Ann. sc. nat. IV. vi—vii. 1856—1857. — Derselbe, Anatomie du Pleurobranche. Ann. sc. nat. IV. xi. — Derselbe, Anat. et l'Embryogénie des Vermets. Ann. sc. nat. IV. xiii.

Cephalopoden: Grant, Ueber Loligopsis. Transact. zool. Soc. 1835. — Férussac et d'Orbigny, Hist. nat. générale et part. des Moll. Cephalopodes. Paris 1836—1848 — Owen, Memoir on the Pearly Nautilus. London 1832. — Derselbe, Art. Cephalopoda in Todd's Cyclopaedia. I. 1836. — Valenciennes, Nouvelles recherches sur le Nautile flambé. Archives du Museum. 1841. — Peters, Anatomie der Sepiola. A. A. Ph. 1842. — Van der Hoeven, Bijdragen tal de Ontleedkundige Kennis aangaande Nautilus pompilius. Amsterdam 1856.

Integument.

§ 148.

Die Körperbedeckungen der Weichthiere werden im Allgemeinen von einer weichen Hautschichte dargestellt, die aber in der Regel so innig mit der darunter liegenden Muskulatur verwebt ist, dass, wie bei den Würmern, eine Art von Hautmuskelschlauch entsteht, dessen Gestalt die Form des ganzen

Thieres bedingt. Durch die überwiegende Ausbildung der Muskulatur an gewissen Stellen des Körpers, auch durch Differenzirung einzelner Theile des Hautmuskelschlauches entstehen die Organe der Ortsbewegung. In den meisten Abtheilungen der Mollusken, so bei den Lamellibranchiaten und Cephalophoren, besteht während der ersten Larvenzustände eine Wimperbekleidung, welche auch später noch den Körper überzieht, wie z. B. bei Gasteropoden, oder nur an beschränkten Körperstellen sich fort erhält. Am meisten verbreitet kommt sie an den der Athmung dienenden Organen vor. Auch bei den Cephalopoden fehlt sie während der Entwickelung nicht. Bei denselben wimpert die Oberfläche der Keimscheibe an fast allen Stellen (mit Ausnahme der Kiemen) und später mit der ferneren Differenzirung des Embryo, erscheint auch am Dottersack Wimperepithel.

Bei den meisten Mollusken ist das Integument deutlich in Epidermis und Cutis trennbar; doch ist die letztere vielfach mit den darunter liegenden Muskelschichten des Körpers vereinigt, wodurch das gesammte Integument eine oft beträchtliche Contractilität erhält. Wo in der Cutis die Bindegewebsbildung vorherrschend ist, wie an dem dicken, glasartig hellen Hautkörper der *Heteropoden* (Carinaria, Pterotrachea), wird dadurch die in Gestaltveränderung sich äussernde Beweglichkeit des Körpers gemindert und demselben nur ein geringer Grad des Formwechsels erlaubt. Bei den übrigen Mollusken wird einer Formveränderung des Körpers weniger durch die Beschaffenheit des Integumentes als durch die von letzterem ausgehenden Gehäusebildungen eine Schranke gesetzt.

Wo Färbungen des Körpers vorkommen, finden sich diese durch Einlagerungen in die Cutis bedingt. Von diesen Gebilden sind die eigenthümlichsten die bei manchen Pteropoden, wie bei allen Cephalopoden vorhandenen »Chromatophoren«. Dies sind in verschiedenen Tiefen der Haut liegende rundliche Zellen, mit körnigem Pigmente erfüllt und in ihrer Peripherie mit radiären Muskelfasern ausgestattet, deren Contraction eine flächenhafte Ausdehnung der Zelle und dadurch eine Vertheilung des Pigmentinhaltes hervorruft, so dass sie als grössere, häufig sternförmig verästelte Flecken dem Auge leicht wahrnehmbar werden. Das wechselnde Spiel dieser mehrfachen Chromatophorenschichten ruft jene Farbenpracht hervor, die wir an der Haut lebender Tintenfische bewundern.

Von den andern Einlagerungen in das Integument sind solche von kohlensaurem Kalk sowohl im Mantel von Brachiopoden vorhanden als auch allgemein bei den *Gasteropoden* verbreitet und finden sich bald als einfache Körnchen oder grössere rundliche Concretionen, bald als stäbchenförmige, gezackte oder auch verästelte Formen, die oft in beträchtlicher Masse ein wahres Kalknetz darstellen können. So treffen wir sie bei Opisthobranchiaten z. B. bei Doris, Polycera, bei welchen die einzelnen Arten durch eine besondere Anordnung oder Gruppirung, sowie auch durch eigenthümliche Formation der einzelnen Kalkstäbchen ausgezeichnet sind. Bei manchen (z. B. Dorisarten) erscheinen sie sogar so dicht zusammengedrängt, dass sie sich wie eine Art inneren Hautskelets ausnehmen.

Als Differenzirungen der Epidermis erscheinen Drüsen, die sich zum Theile an die bei Würmern vorhandenen Gebilde anreihen. In der einfachsten Form finden sich diese Organe als Modificationen von Epidermiszellen, zwischen anderen Epidermiszellen gelagert, aber durch den feinkörnigen Inhalt, sowie durch eine Mündung ausgezeichnet. Sie kommen (als Becherzellen bezeichnet) sowohl den Muschelthieren wie den Cephalophoren zu. Bei Cephalopoden finden sie sich mehr gruppenweise angeordnet, und dehnen sich mit ihrem blinden Ende unter das Niveau der Epidermis. In weiterer Entfernung sind sie bei Gasteropoden — besonders bei Landpulmonaten — zu treffen, wo sie tiefer ins Integument eingesenkt sind, und mit einem dünnen, als Ausführgang fungirenden Fortsatz zwischen den Epidermiszellen ausmünden. Die ganze Reihe gehört somit den sogenannten einzelligen Drüsen an. An einzelnen Körperstellen können diese Drüsen bezüglich des Secretes verschiedenartige Modificationen eingehen. Hierher gehören z. B. die am Mantelrande beschalter Gasteropoden vorhandenen, eine kalkhaltige Flüssigkeit absondernden Drüsen, mit denen auch farbstoffliefernde vorkommen.

Die primitive Erscheinung der Wimperbekleidung der Embryonen und Larven von Mollusken ist blos für die ersten Stadien eine gleichmässig allgemeine, und sehr bald beschränkt sie sich auf gewisse Localitäten. Diese prägen sich dann unter ansehnlicher Entwickelung der Cilien zu besonderen locomotorischen Organen aus, bei denen sie weiter unten noch näher gewürdigt werden. An anderen nicht von der Schale bekleideten Körperstellen erhält sich das Wimperepithel meist mit geringerer Länge seiner Cilien fort, so bei Lamellibranchiaten und den meisten Cephalophoren mit Ausschluss der landbewohnenden Formen. Manche niederstehende Gasteropoden, wie z. B. Phyllirhoë, zeigen auf der ganzen Hautoberfläche Wimperung. Die bei niederen Abtheilungen — selbst noch bei Würmern — in grösserer Verbreitung getroffenen Nesselzellen finden sich gleichfalls bei Mollusken vor, nämlich bei den Aeolidiern unter den Gymnobranchiaten. An den Enden der Rückenpapillen trifft sich ein mit Nesselzellen gefüllter Schlauch, der durch eine Oeffnung nach aussen mündet, und dadurch als ein Drüsenorgan erscheint. Es stellt sich diese Bildung weniger in die Reihe der bei den Cölenteraten bestehenden Anordnungen, als sie sich den stäbchenhaltigen Follikeln der Würmer (vergl. S. 170, 173) anschliesst, obgleich die Nesselzellen in ihrem Baue mit denen der Cölenteraten völlig übereinstimmen.

Als Hautgebilde eigenthümlicher Art erscheinen die den Mantelrand der Brachiopoden besetzenden Borsten. Sie entstehen in besonderen Einsenkungen und könnten dadurch den Borsten von chätopoden Würmern verwandt gelten, wenn ihre Textur nicht davon verschieden wäre. Aehnliche Borsten finden sich übrigens auch am Mantel der Chitonen vor.

Eine von der Epidermis differenzirte dünne Cuticularschichte ist bei den Cephalopoden vorhanden. Sie kann in bedeutendere Verdickungen übergehen, wie z. B. an den Saugnäpfen, an deren Rand sie zuweilen einen hornartigen Ring bildet, der wieder viele andere formelle Sonderungen eingeht (S. 488).

Die Bindesubstanzschichte des Integumentes der Heteropoden bietet ihre Formelemente in sehr mannichfachen Differenzirungszuständen dar. Bei Carinaria stellen sie in den höckerartigen Vorsprüngen des Integumentes einzelne eingesprengte knorpelige Partien vor. Eine ähnliche glashelle Bindesubstanzschichte kommt auch Cephalopoden (Loligopsis vermicularis) zu.

Die Kalkeinlagerungen im Integumente der Brachiopoden bestehen meist aus verästelten Spiculis, und können sogar ein zusammenhängendes Gerüste darstellen, das dann bei der Verbreiterung der Spicula wie aus Plättchen zusammengesetzt erscheint. Ausser im Mantel sind sie auch in den Armen und andern Regionen des Integumentes beobachtet. Diese Gebilde sind verbreitet bei Terebratula, Terebratulina, Megerleia, Crania u. a.

Hinsichtlich der *Chromatophoren* der Cephalopoden vergl. Brücke, S. W. VIII. S. 196, ferner H. Müller, Z. Z. IV. S. 337. Boll. op. c.

Die Hautdrüsen liefern bei manchen Cephalophoren ein eigenthümliches Secret. Bei Aplysia entleeren sie eine dunkelrothe Flüssigkeit. Bei Murex und Purpura besteht eine als Druse fungirende Epithelschichte, die aus grossen, auf der Oberfläche wimpernden Zellen gebildet wird, in der Mantelhöhle zwischen Kieme und Enddarm. Das Secret dieser Zellen liefert den als Purpur bekannten Stoff. Ueber diese »Purpurdrüse« vergl. Lacaze-Duthiers, Ann. sc. nat. IV. xii.

Bei den Cephalopoden haben die als Hautporen bekannten an verschiedenen Stellen der Körperoberfläche vorkommenden Oeffnungen, die zuweilen in weitere Räume einführen, mit Drüsenorganen nichts zu thun. Am mächtigsten sind die wirklichen Hautdrüsen an den beiden verbreiterten Armen der weiblichen Argonauta entwickelt, wo ihr Secret zur Bildung der Schale verwendet wird.

Integumentgebilde.

1) Segel und Mantel.

§ 149.

Vom Integumente der Mollusken gehen mancherlei Fortsatzbildungen aus, die bald durch ihre Gestaltung, bald durch Modificationen der Textur sich auszeichnen, und den verschiedenartigsten Verrichtungen dienen können. Durch manche von diesen Gebilden, die wir als wichtigere hervorheben müssen, wird das Charakteristische der grösseren Abtheilungen bestimmt, und indem sie durch zahlreiche Wandelungen zu verfolgen sind, geben sie uns ebenso viele Anpassungszustände zu erkennen.

Als ein solches bei Mollusken verbreitetes Organ muss das bei den Larven der Acephalen und Cephalophoren vorkommende *Segel* (Velum) angesehen werden (vergl. Fig. 126. *v*). Es erscheint als eine vom Kopftheile ausgehende seitliche Ausbreitung des Integumentes, die von einem Wimperkranze umsäumt wird. Es kann bald in zwei, oder vier, oder auch mehr Lappen umgestaltet sein, in welch' letzterem Falle die einzelnen Lappen die Gestalt von wimperbesäumten Tentakeln annehmen. Die Einrichtung ist von dem primären Wimperkranze der Würmer ableitbar, und wird als eine Weiterentwickelung der dort einfacheren Verhältnisse beurtheilt werden dürfen. Bei manchen Abtheilungen ist das Velum rudimentär geworden, oder ganz verschwunden.

Ob wir das bei *Brachiopodenlarven* bestehende Wimperorgan dem Velum für homolog erachten dürfen, ist noch nicht gewiss. Ein den Mund tragender Fortsatz, der zwischen den Klappen der Schalen hervorgestreckt werden kann, ist mit einer geringen Anzahl nach beiden

Seiten vertheilter Tentakel besetzt, die gleichfalls bewimpert sind und dadurch auch als Locomotionsorgane fungiren. Es ist sehr wahrscheinlich, dass in diesen einfachen Organen die erste Bildung der Arme gegeben ist, wodurch das Velum auch zu diesen in nähere Beziehungen käme. Was die Arme der Brachiopoden betrifft, so stellen dieselben lange, von mehreren Canälen durchzogene, im Ruhezustande spiralig eingerollte und in der Mantelhöhle geborgene Fortsätze des Leibes vor, die ihrer Länge nach eine

Fig. 126.



Rinne aufweisen. Der eine vorspringende Rinnenrand ist mit einer doppelten Reihe contractiler Fädchen oder Tentakel dicht besetzt (Fig. 148). Dieser complicirte, wahrscheinlich durch Schwellung hervorstreckbare Apparat besitzt mannichfache functionelle Beziehungen, wie solche auch den Tentakelbildungen in der Abtheilung der Würmer zukommen.

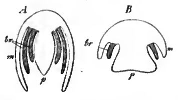
Während von einem Velum ableitbare Gebilde den Otocardiern im ausgebildeten Zustande abgehen, findet sich ein anderes Integumentgebilde in noch grösserer Verbreitung. Bereits bei den Brachiopoden besteht eine Duplicaturbildung des Integumentes, welche im allgemeinsten Verhalten ähnlich auch den Lamellibranchiaten und Cephalophoren zukommt. Eine doppelte, vom Körper sich erhebende Hautfalte, die je nach ihrer Ausdehnung einen grösseren oder geringeren Theil des Körpers bedeckt oder ihn sogar überragt, wird als Mantel bezeichnet. Der davon umschlossene Raum bildet die Mantelhöhle. Bei den Brachiopoden erstrecken sich beide Duplicaturen weit über den die Eingeweide umschliessenden Theil des Körpers hinweg, und decken das mächtige eingerollte Armpaar. Wie die Schale, zerfällt auch der diese tragende und erzeugende Mantel in einen dorsalen und ventralen Lappen. Die in diesen Duplicaturen befindlichen Hohlräume (Mantelsinusse) communiciren mit der Leibeshöhle und nehmen von daher auch andere Organe auf.

Die *Lamellibranchiaten* und *Cephalophoren* bieten hinsichtlich des Mantels andere Verhältnisse dar. Vor allem ist der Mantel hier eine nur dem dorsalen Theile des Körpers angehörige Duplicatur, und die seiner Ursprungsstelle entgegengesetzte Körperfläche entspricht der Ventralfläche (vergl.

Fig. 126. Larven von *Cephalophoren*. *A* von einem *Gasteropoden*. *B* späteres Stadium. *C* von einem *Pteropoden* (Cymbulia). *v* Velum. *c* Schale *p* Fuss. *op* Deckel. *t* Tentakel.

Fig. 127. *m*). Bei den Lamellibranchiaten (*A*) bildet dieser Mantel zwei seitlich sich fortsetzende den Körper umschliessende Lamellen, durch welche gleichfalls die Schale abgesondert wird, die überall in Form und Grösse genau dem Mantel entspricht. Zwischen den Rändern des Mantels gelangt man auch hier in die Mantelhöhle, die zugleich als Athemhöhle fungirt, da in ihr, zwischen Mantel und dem die Eingeweide enthaltenden Theile des Körpers die Kiemen (*br*) lagern. Nur bei einer kleinen Zahl von Muschelthieren bleibt dieser Eingang in die Mantelhöhle eine ansehnliche Spalte, durch welche Wasser ein- und austritt und mit demselben zugleich Nahrungsstoffe dem Munde zugeführt und Auswurfsstoffe entfernt werden. Bei den meisten Muschelthieren bildet sich eine Verwachsung der beiderseitigen Mantelränder, wodurch sowohl ein mehr oder minder vollkommener Abschluss des die Kiemen umgebenden Hohlraumes, wie auch eine grössere Regelmässigkeit der ein- und austretenden Wasserströme erreicht wird.

Fig. 127.



Der geringste Grad der Verwachsung, wie er sich bei den *Mytiliden* zeigt, lässt eine vordere grössere und hintere kleinere Oeffnung entstehen. Erstere dient zum Durchtritte des Fusses und gestattet den Eintritt von Nahrungsstoffen und Wasser. Letztere, in ihrer Lage der Afteröffnung entsprechend, entführt die Fäcalmassen, sowie das Wasser, welches der Athmung gedient hat. Bei anderen, wie z. B. den Chamaceen, liegen hinter der vorderen grossen, nur den Fuss durchlassenden Spalte noch zwei besondere Oeffnungen, welche sich in die Zu- und Ableitung des Wassers theilen, eine Einrichtung, die bei einer anderen Abtheilung der Muschelthiere einen höheren Entwickelungsgrad erreicht. Dieser besteht darin, dass der die bezüglichen Oeffnungen umgebende Manteltheil sich in eine förmliche Röhre (Sipho) verlängert und damit, ausser der Verwachsung, noch andere Modificationen eingeht. Die Athemröhren können auch zuweilen durch getrennte Mantelparthien dargestellt werden; oder es besteht eine äusserlich einfache Athemröhre, welche nur innerlich durch eine Scheidewand in zwei Canäle getrennt wird (Fig. 142. *tr. tr*); oder es bestehen zwei vollständig getrennte Röhren, von welchen die obere, an ihrer inneren Mündung der Afteröffnung gegenüber gelagert, zur Entleerung des Wassers dient, die untere dagegen die Einfuhr desselben besorgt.

Durch diese Formen hindurch gelangen wir zu jenen, wo der Verschluss der Athemhöhle am vollständigsten und die Röhrenbildung des Mantels am meisten entwickelt ist. Dieser Zustand wird von einer Verkleinerung der dem Fusse zum Austritt dienenden Mantelspalte begleitet. Die letztere ist beträchtlich enger geworden und eine ziemlich weite Strecke von den Athemröhren entfernt, so dass der grösste Theil des Mantelrandes verwachsen ist, und der

Fig. 127. Schematische Darstellung des Verhaltens von Mantel und Fuss bei Lamellibranchiaten *A* und Cephalophoren *B*. *m* Mantel. *p* Fuss. *br* Kieme.

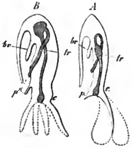
Körper des Thieres demzufolge sackförmig erscheint. Die Oeffnung zum Durchtritte des Fusses befindet sich am vorderen Ende, die beiden Athemröhren sind am entgegengesetzten Körpertheile angebracht. Als Repräsentanten dieser Verhältnisse können die Bohrmuscheln erwähnt werden. Hier setzen sich die beiden Athemröhren in besondere Abtheilungen der Mantelhöhle fort, indem letztere durch eine Scheidewand in einen oberen kleineren und unteren grösseren Raum getheilt wird. Das dem letzteren durch die einleitende Röhre zugeführte Wasser durchströmt die Kiemen und tritt durch deren Spaltöffnungen in die Kiemenfächer oder den Intrabranchialraum, aus welchem es in die obere Abtheilung der Mantelhöhle gelangt, in welche auch der After sich öffnet.

Der Mantel der *Cephalophoren* bildet eine ähnliche dorsale Duplicatur, und trägt oder umschliesst in gleicher Weise die Schale. Seine Ausdehnung entspricht daher jener der Schale, und bei dem Mangel oder dem Fehlen der letzteren erscheint auch der Mantel nur als ein schildförmiges, durch eine wenig tiefe Furche von der übrigen Körperoberfläche abgegrenztes Stück des dorsalen Integumentes. Endlich kann er vollständig verloren gehen, und die Rückenfläche des Thiers geht entweder überall ohne scharfe Begrenzung in die seitliche Fläche über, oder es ist wie bei manchen Gymnobranchiaten (z. B. den Doriden) ein mantelartiger Saum vorhanden, der aber keineswegs als Mantel gedeutet werden darf, da auf der von ihm umzogenen Oberfläche auch die Tentakel entspringen. Ein Mantel kommt den Gymnobranchiaten und Abranchiaten nur während der Larvenperiode zu, so lange sie nämlich eine Schale tragen. Mit der Entfernung derselben schwindet der Mantel. In vielen Fällen bilden sich dann an der Dorsalfläche Fortsätze anderer Art, wie z. B. die Dorsalpapillen der Aeolidier, die verästelten Fortsätze von Dendronotus, oder die Cirren von Tethys. Die Beziehung zur Schale lässt den Mantel bei den schalentragenden im Verhältniss zur Ausbildung letzterer zur Entwickelung kommen, und indem er sich mit dem Fortwachsen der Schale sackartig ausdehnt (Fig. 126. *Bc*) bildet er einen letztern ausfüllenden Raum, in welchen die meisten Eingeweide eingebettet sind. Während also bei den Muschelthieren der laterale Abschnitt als Mantellamelle entwickelt war, ist bei den Cephalophoren der mediane in Gestalt eines Sackes entfaltet. Der freie Rand des Mantels läuft in der Regel continuirlich von einer Seite zur anderen (Fig. 127. *B*) und erscheint besonders bei den mit ausgebildetem Gehäuse versehenen Abtheilungen, von ungleicher Ausdehnung, je nach den Beziehungen zu den Athmungsorganen (*br*), die ebenso wie bei den Muschelthieren unterhalb des Mantels sich bergen. Bald besteht hierzu nur eine seichte Furche, die vom Mantelrand unvollkommen überragt wird, bald bildet sich eine tiefere Bucht aus, oder ein bedeutenderer Hohlraum, der wiederum eine Mantelhöhle und zugleich Athemhöhle vorstellt. In der Regel erscheint diese vorne (Fig. 126. *B*), so dass ihr Eingang über dem Nacken des Thieres, der rechten oder linken Seite genähert, sich vorfindet. Doch kann sie auch eine anderer Lagerung besitzen, wie z. B. bei Fissurella hinten. Bei den Pteropoden dagegen hat die Mantelhöhle ihre Lagerung stets an der hinteren Seite des Thiers und der Eingang in dieselbe liegt der Nacken-

fläche gerade entgegengesetzt (Fig. 126. *C*). Wir sehen also, dass an jeder Stelle der vom Mantel abgegrenzten Furche eine tiefere Einbuchtung zu einer Mantelhöhle sich ausbilden kann. Mit der Ausbildung einer Kiemenhöhle entsteht sehr häufig eine Fortsatzbildung von Seiten des Mantelrandes, der ähnlich dem Sipho der Muschelthiere, in eine verschieden lange Rinne auswächst. Eine solche kann dann durch Uebereinanderschlagen der Ränder in eine Röhre sich umwandeln, wie wir sie bei vielen meerbewohnenden Kammkiemern (z. B. Buccinum, Dolium, Harpa, Triton, Cassis, Murex u. a.) vorkommen sehen. Wenn dieser Sipho zur Einleitung von Wasser verwendet wird, so besteht meist noch ein anderer kürzerer Fortsatz am anderen Ende der Kiemenhöhle, welcher zur Ausleitung des Wassers bestimmt ist. Mit diesen mannichfachen Verwendungen des Mantels zu Diensten der Athmungsverrichtung ergeben sich in einzelnen Formen zahlreiche Modificationen.

Auch bei den *Cephalopoden* erscheint ein Mantel in allgemeiner Verbreitung, bietet aber andere Beziehungen zu dem von ihm abgegrenzten Raume der Mantelhöhle, als bei den meisten Cephalophoren. Wie bei den oben erwähnten Pteropoden nimmt die von einer Mantelduplicatur überwölbte Cavität den hinteren Theil des Rückens ein, bildet also jene Körperpartie, die gewöhnlich als Bauchfläche bezeichnet wird. Um diese Verhältnisse sich zu veranschaulichen, muss man das Thier in einer Stellung sich denken, wo das aborale Ende aufwärts, der Kopf dagegen nach vorne und abwärts gerichtet ist. Der gesammte über dem Kopfe befindliche Körper wird dann dem Rücken der Cephalophoren entsprechen, und die Schale wird in der vorderen Partie des diesen Dorsaltheil umschliessenden Mantels eingebettet sein. Der letztere setzt sich vom Kopfe bald durch eine ringsum laufende Falte ab (z. B. bei Sepia), bald geht diese Mantelfalte an der Seite des Nackens glatt ins Integument des Kopfes über (z. B. bei Octopus), so dass der Mantel nur soweit er die Mantelhöhle überragt, als eine Duplicatur sich darstellt. Seitliche Fortsätze dieses Mantels, bei den Sepien meist schmal, aber in der ganzen Länge vorhanden, bei den Loliginen breiter, jedoch nur aufs hintere (resp. aborale) Körperende beschränkt, fungiren als Flossen.

Fig. 128.



Dass die Tentakel der Bryozoen nicht mit dem Velum der Mollusken homologisirt werden dürfen, ist oben bei den Würmern erörtert worden. Ob aber nicht zu den Brachiopoden-Armen, namentlich durch den Lophophor, Beziehungen gegeben erscheinen, bleibt unentschieden, da es eben vor Allem genauerer Kenntniss der Entwickelung jener Arme bedarf.

Fig. 128. Schematische Darstellung für das Verhalten des Mantels *A* bei *Pteropoden* und *B* bei *Cephalopoden*. *c* Kopf. *p* Medianer Theil des Fusses. *tr* Darmcanal. *br* Kiemen. *p'* Trichter. Bei *A* Andeutungen der Kopfflossen, bei *B* Andeutungen der Arme.

Das Wimpersegel oder Velum verdient wegen seiner Verbreitung und in Anbetracht seiner Wichtigkeit für die ersten Lebenszustände nähere Berücksichtigung. Die es umgrenzenden Cilien sitzen entweder in einfacher Reihe oder sie sind gehäuft vorhanden, und die sie tragende Stelle bildet häufig einen wulstförmigen Vorsprung, und lässt so eine Wimperschnur entstehen, wie sie auch Echinodermen- und Wurmlarven zukommt. Die Wimpern zeichnen sich durch ihre Grösse von denen anderer cilientragender Körperstellen aus. Die Wimperschnur sitzt entweder unmittelbar auf dem Körper oder sie hebt sich von ihm ab, indem sie nach beiden Seiten auf den Rand eines vom Kopftheile entspringenden Lappens rückt, der in der Regel sowohl vorne als hinten eine medlane Einbuchtung aufweist. Dadurch entstehen die zwei Segellappen. Die einfache Kranzform ist die anfängliche, die Bildung der paarigen Segellappen ist der spätere Zustand, und aus letzterem gehen wieder neue Modificationen hervor. Während beim Wimperkranze die Vertheilung der Wimpern ringsum gleichartig sich verhält, tritt mit dem Auswachsen der Segellappen eine Aenderung ein, indem zwischen den Lappen, da wo dieselben dem Kopfe des Thiers angefügt sind, häufig nur kleinere Cilien, und auch diese spärlicher vorkommen. Ein solches Wimpersegel kommt den Larven der Lamellibranchiaten zu, auch denen der meisten Cephalophoren. Den Pulmonaten unter den letzteren fehlt es oder zeigt sich nur spurweise. Auch den Chitonen fehlt es, indem bei diesen statt der auf dem Kopfe liegenden Wimperschnur, eine solche den Körper umzieht, so dass der Mund in den vor diesem Gürtel liegenden Abschnitt fällt. Drei Kränze tragen auch die Larven der nackten Pteropoden. Da in beiden Fällen der erste Reifen hinter dem Munde zieht, so scheint er nicht dem über dem Munde lagernden Segel verglichen werden zu können. Doch ist zu bemerken, dass auch bei exquisitem Wimpersegel, z. B. bei Vermetus (nach Lacaze-Duthiers) der Mund in die Wimperschnur rücken kann. Dadurch bildet sich ein Zustand, der dem vorerwähnten sich nähert. Ein sich Zusammenziehen mehrerer über den Körper vertheilter Wimperreifen kommt im Laufe der Entwickelung von Dentalium vor, so dass hier unmittelbare Verbindung der einzelnen Reifen mit dem Vorkommen eines Segels nachweisbar ist. Jeder der beiden Segellappen kann durch neue Einbuchtungen wieder in einzelne Abschnitte getheilt sein. In zwei wimpelartige Anhänge theilt sich jeder Lappen bei einigen Pteropoden (Cymbulieen), bei einigen Kammkiemern (Ebella), bildet er drei Wimpeln, dasselbe findet auch bei den Larven von Atlanta statt. Diese aus dem einfach gelappten Segel hervorgehenden Wimpeln können sogar eine ansehnliche Länge erhalten, und, wie bei verschiedenen Kammkiemern, auch längere Zeit persistiren (Macgillivray). Durch die Verbreitung des Segels in den beiden Classen, sowie sein Vorkommen bei lebendiggebärenden Arten, z. B. bei Paludina vivipara, deren Larven nur eine beschränkte Ortsbewegung besitzen, wird wahrscheinlich gemacht, dass es eine sehr frühzeitig ererbte Einrichtung sei, die, da sie Cephalophoren und Lamellibranchiaten gleichartig zukommt, vor der Trennung beider Zweige bestanden habe. Da eine ähnliche Einrichtung, wenigstens das Vorkommen eines Wimperkranzes, bereits bei Würmern besteht (vergl. S. 180), so wird das Segel als ein sehr weit zurückgreifendes Organ betrachtet werden dürfen. Daraus rechtfertigt sich auch bei den Brachiopoden danach zu suchen. In dieser Beziehung ist das bereits eben erwähnte, von Fr. Müller (A. A. Ph. 1860) von einer Brachiopodenlarve beschriebene Organ zu beachten, welches in Gestalt von 8 wimperumsäumten Fortsätzen am Ende eines vorstreckbaren, den Mund tragenden Stieles steht. Der Mund liegt an der Bauchfläche dieses einem 8 wimpeligen Gasteropoden-Segel ähnlichen Organes. Wenn es erwiesen werden kann, dass die Brachiopodenarme aus diesem bereits in der Larve sehr entwickelten Segel hervorgehen, würde für letzteres, auch mit Hinblick auf die paläontologische Bedeutung der Brachiopoden ein neuer Gesichtspunct sich gewinnen lassen.

Die Lagerung der Brachiopodenarme zum Munde ist jedoch jener Deutung nicht sehr günstig, denn der Mund liegt zwischen ihnen, und wird auch noch ventral von Theilen

der Arme (Cirren) umsäumt. Es erhebt sich die Frage, ob darin nicht eine secundäre Erscheinung zu erkennen sei, worüber nur neue Beobachtungen Aufschluss geben können. In der Windung der Arme sowie in ihrer Länge bieten sich zahlreiche Verschiedenheiten. Sehr einfach sind sie bei Morrisia. Dagegen können sie auch bis gegen 20 Windungen bilden. Die in zwei Reihen angeordneten Fädchen stehen an der convexen Fläche der Arme, die Fädchen selbst sind contractil, und besitzen wahrscheinlich ein Wimperepithel.

Der **Mantelrand** der Brachiopoden ist durch eigenthümliche dichtstehende Borsten ausgezeichnet, die schon bei den Larven vorhanden sind. Sie scheinen auf ähnliche Weise wie die Borsten der Anneliden hervorzugehen, indem sie aus follikelartigen Vertiefungen entspringen. — Andere Differenzirungen des Mantels sind **Tentakelgebilde**. Der Mantelrand mancher Muschelthiere (Donax, Mactra, Pecten, Lima etc.) trägt contractile Tentakel zuweilen dicht gehäuft, bei den letzteren sogar noch höhere Sinnesorgane (s. unten). Tentakel besitzen auch häufig die Mündungen der Siphonen, die, wenn sie getrennt vorhanden sind, als **Eingangs-** (Athemsipho) und **Auswurfssipho** (Aftersipho) unterschieden werden können. Indem die zwischen beiden Siphonen befindliche Scheidewand sich weiter nach innen gegen die Mantelhöhle fortsetzt, kann sie auch an letzterer eine Scheidung bewerkstelligen. In diesem Verhalten befindet sich Teredo. An der Vervollständigung der Scheidewand betheiligen sich auch die Kiemenblätter, und dann setzt sich der eine Sipho in einen das Wasser den Kiemen zuführenden Raum, der andere in jenen Raum fort, welcher mit dem aus den Kiemen kommenden Wasser auch die Auswurfstoffe des Darmes aufnimmt.

2) Fuss.

§ 150.

Während der Mantel in den drei letztaufgeführten Classen aus dem Rückentheile der Leibeshülle sich differenzirt, so bildet sich ein anderes Organ, der **Fuss**, am ventralen Abschnitte. Es drückt sich hier anscheinend eine Weiterbildung und Differenzirung der auch bei den Plattwürmern mit dem übrigen Hautmuskelschlauche mehr gleichartig gebauten ventralen Körperfläche aus. Die erste Entstehung des Fusses (Fig. 129. *A. p*) lehrt aber, dass der Vorgang der Fussbildung doch ein ganz anderer ist. Mit Zuverlässigkeit kann dieses Organ erst bei den Lamellibranchiaten unterschieden werden. Es entsteht bei diesen und bei den Cephalophoren als ein meist konischer Fortsatz, der bei den Meisten allmählich Bedeutung gewinnt und mit Entfaltung seiner Muskulatur zu einem ansehnlichen Körpertheile sich ausbildet. Unter den Muschelthieren ist er bei vielen festsitzenden rudimentär geworden, und das Integument entbehrt an der bezüglichen Stelle jener Muskelentfaltung. Hieher gehören die Austern, die Anomien, dann auch die Bohrmuscheln. Bei andern

Fig. 129.

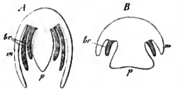


Fig. 129. Schemata senkrechter Querschnitte durch den Körper eines *Lamellibranchiaten* (*A*) und eines *Gasteropoden* (*B*), zur Darstellung der Beziehung des Mantels zum Fusse. *m* Mantel. *p* Fuss. *br* Kiemen.

wird er ansehnlich, und kann aus der Mantelspalte, bei einigen in ansehnlicher Länge, hervorgestreckt werden, wobei er eine beilförmige oder auch keulenförmige Gestalt besitzt. Seine beiden Seitenflächen laufen gewöhnlich (Fig. 129. *A. p*) in eine mediane Kante über, doch besteht bei einigen an letzterer Stelle eine ebene Fläche als Sohle. Eine solche Sohlfläche besitzt der meist sehr entwickelte Fuss der *Gasteropoden* (Fig. 129. *B. p*), von bald länglicher, bald scheibenförmiger Gestalt, oft unter ansehnlicher Verbreiterung.

Während der Fuss der meisten Gasteropoden nur an seinem Sohlenrande scharf umgrenzt ist, an der Seite dagegen ohne scharfe Grenze ins übrige Integument sich fortsetzt, wird er bei den *Heteropoden* zu einem vollständiger differenzirten Organe, welches als senkrecht stehende Flosse die Bauchseite des Thieres einnimmt. Dieser »Kielfuss« bildet dann nur einen Abschnitt, und zwar den vorderen und mittleren, jener Strecke, welche bei den meisten Gasteropoden zum Fusse umgebildet ist, indess der hinterste Theil des Gasteropodenfusses dem übrigen Körper der Heteropoden sich anschliesst. Die muskulöse Sohle des Gasteropodenfusses ist auf ein saugnapfartiges Gebilde reducirt, welches bei einigen Gattungen sogar nur bei dem männlichen Geschlechte besteht (Pterotrachea).

Noch bedeutender sind die Modificationen des Fusses der *Pteropoden*. Der in den früheren Larvenstadien in derselben Weise wie bei den übrigen Cephalophoren angelegte Fuss entwickelt bei den Cymbulioen und Hyaleen einen medianen und zwei laterale Theile (vergl. Fig. 126. *C. pp*), von denen der erstere dem Fussende der Gasteropoden, die letzteren dagegen dem vordern und mittlern Fussabschnitte der Gasteropoden oder der Flosse der Heteropoden entsprechen. Während der mediane Abschnitt bei den Hyaleen sich rückbildet, entwickeln sich die lateralen Lappen zu zwei grossen, den rudimentären Kopf wie Flügel umfassenden Flossen, und bei den Cymbulieen geht auch der mediane Lappen eine Weiterbildung ein. Er verschmilzt bald nur an der Basis (Cymbulia), bald in der ganzen Länge (Tiedemannia) mit den beiden seitlichen, und daraus gehen die ansehnlichen Flossen dieser Thiere hervor.

Weniger bestimmt als in den ebenerwähnten Abtheilungen mannichfaltige vom Hautmuskelschlauche hervorgegangene Organe aus einander ableitbar waren, sind bei den *Cephalopoden* die Körpertheile festzustellen, die dem Fusse entsprechen. Doch lässt sich mit Berücksichtigung der Entwickelung einiges bestimmter fassen, als durch blosse Vergleichung des entwickelten Leibes. Zunächst dürfen die den Kopf der Cephalopoden auszeichnenden Arme als Organe angesehen werden, die aus demselben Abschnitte der Körperanlage hervorgehen, aus denen bei anderen Mollusken der Fuss sich bildet. In ihrer Anlage sind sie vom Munde entfernter, und die kreisförmige Anordnung an dem letzteren ist erst die Folge einer allmählichen Lageveränderung der Theile. Diese mit reicher Muskulatur ausgestatteten Arme werden bei Nautilus durch eine grössere Anzahl von tentakelartigen Gebilden repräsentirt (Fig. 135. *t*), welche in zwei gegen den Trichter zu offenen Kreisen den Mund umstehen. Die äusseren sind die grösseren, die

Fig. 130.

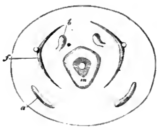


Fig. 131.



Fig. 132.



Fig. 133.

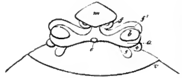
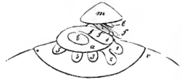


Fig. 134.



inneren kleineren werden an der Basis unter einander verbunden. Bei den Dibranchiaten werden die Tentakel durch eine geringere Anzahl aber weiter differenzirter Arme dargestellt, welche zu 8 oder 10 an gleicher Stelle sich finden. Im letztern Falle (bei den Sepien, bei Spirula, Loligo, Loligopsis, Sepiola etc.) stehen zwei längere, und auch sonst von den andern verschiedene Arme ausserhalb des Kreises, aus besonderen Taschen entspringend. Die übrigen acht Arme — bei den Octopoden die einzigen — sind zuweilen an der Basis durch eine Membran einander verbunden, meist mit Ausnahme des der Trichterseite am nächsten stehenden Paares. Die Verbindung erstreckt sich bei einigen weiter die Arme entlang, bald eine Anzahl der Arme (vier bei Tremoctopus), bald alle (Histioteuthis, noch vollständiger bei Cirrhoteuthis) ergreifend. Vielleicht kann aus dieser in verschiedenen Familien bestehenden Vereinigung von Armen eine Andeutung der ursprünglichen Zusammengehörigkeit, und der erst allmählichen Differenzirung aus Einem Organe ersehen werden.

Ein zweites muskulöses Organ, welches wenigstens aus seiner Lagerung am Körper Beziehungen zum Cephalophorenfusse wahrnehmen lässt, ist der **Trichter**. Bei Nautilus wird er aus zwei von der Ventralfläche in der Nähe des Kopfes ent-

Fig. 130. Embryonalanlage von *Sepia*. *m* Mantel. *a* Augen. *f* Trichterwulst. *b* Kiemen.

Fig. 131. Etwas älterer, noch auf dem Dotter aufliegender Embryo von vorne gesehen. *o* Mund. *a* hintere Kopflappen mit dem Auge *a'*. *f'* vordere Kopflappen. *v* Dotter.

Fig. 132. Späteres Stadium desselben in seitlicher Ansicht. 1—4 Anlagen von 4 Armen. * Trichterknorpel.

Fig. 133. Noch späteres Stadium von vorne. 5. Fünftes Paar der Arme, die hier allmählich nach vorne gerückt sind (vergleiche vorige Figur).

Fig. 134. Aelterer Embryo in seitlicher Ansicht. Der Körper hat sich vom Dotter weiter abgehoben, die Trichterhälften haben sich vereinigt. (Nach Kölliker.)

springenden Lamellen gebildet, die über einander gerollt eine Röhre vorstellen, deren eine Oeffnung nach aussen gerichtet ist, sowie die andere in die Mantelhöhle sieht. Bei den Dibranchiaten besteht dieses Organ nur in der Anlage aus zwei lateralen Abschnitten (Fig. 130—134. *f*), die in den Raum zwischen dem Mantel (*m*) und den Anlagen der Arme (1—5) auftreten. Durch Gegeneinanderwachsen und allmähliche Verschmelzung geht eine kurze einheitliche Röhre von ganz ähnlichem Verhalten wie bei Nautilus hervor. Die Muskulatur dieser Röhre lässt aber auch noch später die ursprüngliche Lagerung des Organs nachweisen.

Andere Organe, die gleichfalls als äussere Körperanhänge erscheinen, werden, wie die Tentakel der Cephalophoren, bei den Sinnesorganen, oder wie Kiemenbildungen, bei den Athmungsorganen ihre Würdigung finden.

Eine Sonderung des Fusses in mehrere Abschnitte ist bei Lamellibranchiaten nur angedeutet, nämlich da, wo eine Sohle entwickelt ist, wie z. B. bei Arca. Dann kann diese Sohle sogar durch ein stielartiges Stück mit dem Körper verbunden sein. Der Fuss der Bohrmuscheln ist kurz, stempelförmig. Ausser seiner eigenthümlichen Form, zu welcher die Klaffmuskeln (Mya, Solen u. a.) Uebergänge bilden, bietet er noch eine besondere Einrichtung, indem seiner Oberfläche feste Kieseltheilchen eingebettet sind, die wie die Zähne einer Feile auf die Bohrfläche einwirken, und die destructive Thätigkeit dieses Theils viel leichter erklären, als die Annahme einer vom Fusse abgesonderten ätzenden Flüssigkeit, oder einer Vermittelung der durch das Flimmerepithel erregten Wasserströme. Eine der merkwürdigsten Differenzirungen des Fusses besteht bei Cryptodon, wo derselbe ein sehr langes tentakelartiges, cylindrisches Gebilde vorstellt. Dabei erscheint der Eingeweidesack zum grössten Theile zur Fussbildung verwendet zu sein, da Leber und Geschlechtsorgane in verzweigten, zwischen den beiden Kiemen lagernden Fortsätzen eingebettet sind (Sars). Die Differenzirung ist noch mannichfaltiger und vollständiger bei den Cephalophoren, so dass man mit Huxley mehrere Abtheilungen des Fusses, als Pro-, Meso- und Metapodium unterscheiden kann. Das Metapodium ist das deckeltragende Stück (Fig. 126 C. op.) Diese Auffassung betrachtet als Fuss die gesammte Ventralfläche des Thiers, doch dürfte sich derselbe in anderer Weise nur als ein durch besondere Muskelentfaltung ausgezeichneter Abschnitt der Ventralfläche darstellen lassen, der bald der ganzen letzteren, bald nur einem beschränkten Theile derselben angehören kann. Eine Querfurche scheidet bei Harpa, Voluta, Oliva etc. das Propodium ab. Es trägt aber dieser Theil noch eine Sohlfläche, bei anderen entzieht sich der hinterste Fussabschnitt der Sohlenbildung, z. B. bei Strombus, so dass der Fuss nur aus Pro- und Mesopodium besteht. Diesen Reductionen stehen beträchtliche Vergrösserungen des Organs gegenüber, von denen die Entwickelung in die Breite die bemerkenswertheste ist. In dieser Form kann der Fuss in einen lappigen Rand auslaufen. Gar nicht differenzirt ist der Fuss bei Phyllirhoë. Die senkrechte Flosse der Heteropoden stellt das Pro- und Mesopodium vor, wie z. B. bei Atlanta deutlich zu ersehen. Während der vorderste Abschnitt immer kielförmig zugeschärft ist, entwickelt sich am hinteren Abschnitt — später in der Mitte des Flossenrandes — bei den Männchen mancher Gattungen eine muskulöse, als Saugnapf fungirende, aber bezüglich des Volums unansehnliche Sohlfläche. Es wird diese Bildung als der Rest der den Gasteropoden zukommenden Sohle zu betrachten sein, der sich nur bei den Männchen erhält, und seine Bedeutung als Kriechorgan ganz aufgegeben hat, nachdem der ihn tragende Körpertheil sich zur Flosse gestaltet hat.

Dem Fusse können noch andere Theile beigerechnet werden, die bei manchen Gasteropoden einen lateralen, den Fuss von der manteltragenden Rückenfläche abgren-

zenden Hautsaum vorstellen, welchen Huxley als Epipodium unterschied. Bei manchen Gasteropoden bildet dieser Saum nach hinten zu entwickelte Lappen, z. B. bei Rissoa; bei Haliotis formt er einen jederseits von vorn nach hinten laufenden und dort zusammenfliessenden Wulst, der sogar hier mit tentakelartigen Fortsätzen besetzt ist (Fig. 144. P). Auch der sogenannte Mantel der Doriden u. a. muss dem Epipodium verglichen werden. Eigenthümlich modificirt ist der Fuss der nackten *Pteropoden*. Er wird hier durch einen hufeisenförmigen Wulst gebildet, der an seiner offenen Seite noch mit einem medianen Anhange ausgestattet ist. Die bei den beschalten Pteropoden als laterale Theile des Fusses hervorsprossenden Flossen nehmen hier etwas entfernter davon ihre Entstehung und könnten auf das Epipodium der Gasteropoden bezogen werden, wenn sie nicht bei den übrigen Pteropoden als aus dem Fusse selbst hervorgegangen nachgewiesen wären.

Die Vergleichung der Cephalopodenarme mit dem Gasteropodenfusse ist zuerst von Huxley durchgeführt worden, ebenso die Deutung des Trichters als Epipodium. (Vergl. darüber auch V. Carus, Morphologie. S. 358). Die Arme der Cephalopoden als Differenzirungen des bei den Gasteropoden als Fuss erscheinenden Organs, bieten wieder Anhangsgebilde, welche die am einheitlichen Gasteropodenfusse ausgeprägten Einrichtungen der Muskulatur vielfach wiederholen. Solches sind die Saugnäpfe, welche entweder nur in einer Reihe (z. B. bei Eledone), häufiger zu zwei Reihen den Mundflächen der Arme entlang angeordnet sind. Diese Saugnäpfe werden nicht selten von Stielen getragen. Ihr vorspringender Rand weist häufig cuticulare Verdickungen auf in Gestalt eines Chitinringes, der auch Zähnelungen besitzen kann. Die Zähne sind zuweilen an einer Seite des Ringes stärker entfaltet, von Hakenform, oder es erreicht einer dieser Haken das Uebergewicht über die anderen, wobei denn der Saugnapf selbst zurücktritt. So gehen allmählich aus den Saugnäpfen Haken hervor, die eine Armbewaffnung vorstellen, und bald nur an einigen, bald an allen Armen vorkommen können (Onychoteuthis). Den Tetrabranchiaten fehlen diese Anhänge der tentakelartigen Arme. — Ueber die Umbildung einzelner Arme zum Dienste der Geschlechtsfunctionen siehe unten.

3 Schalenbildungen.

§ 151.

Eine besondere Wichtigkeit erlangen die Hautbedeckungen der Mollusken durch die Abscheidung fester, in Schichten sich lagernder Substanzen, aus welchen die mannichfaltigen für den Molluskenstamm so charakteristischen Gehäuse und Schalenbildungen dieser Thiere hervorgehen. Somit sind die in dieser Abtheilung getroffenen Hartgebilde durch die Art ihrer Entstehung von jenen anderer Thierclassen wesentlich unterschieden. Es sind vom Körper ausgeschiedene, nach aussen hin abgelagerte Producte, die, wenn auch als Stütz- und Schutzorgane für die betreffenden thierischen Organismen von grosser Bedeutung, doch nicht in eigentlichem organischen Zusammenhange mit den Thieren stehen, so dass man diese Erscheinungen viel eher der Bildung des Chitinskelets der Arthropoden anreihen und in beiden die Aeusserung einer und derselben secretbildenden Thätigkeit der äusseren Hautschichte erblicken kann. Wenn auch die äusseren Schichten dieser Gebilde häufig, besonders bei massiven Schalen, dem Organismus sich entfremden, so stellen sie doch immer Theile desselben vor, und an manchen Stellen, z. B. da, wo Muskeln den Schalen inserirt sind, besteht ein directer Anschluss, ein unmittelbarer Zusammenhang.

Für alle Molluskenclassen ist die Beziehung des Mantels zur Schalenbildung eine sehr innige, der Mantel entsteht mit der Schale, und wo es nicht zur Schalenbildung kommt, oder wo die gebildete Schale hinfällig ist, erleidet der Mantel Rückbildungen. Dieser Zusammenhang lässt bei erkannter Homologie des Mantels auch in den Schalen- und Gehäusebildungen eine Uebereinstimmung wahrnehmen, wie sehr sie auch von einander verschieden sind. So ist die zweiklappige Schale der *Brachiopoden* in eine dorsale und ventrale zu scheiden, indess sie bei den *Lamellibranchiaten* aus einer rechten und linken besteht. Ueberdies stimmen sie in ihrer Bildungsweise, wie in ihrer Textur vielfach mit einander überein. Im einfachsten Falle bieten sie nur gleichartig geschichtete Lamellen dar. Diese compliciren sich durch das Vorkommen von Schichten schräg und senkrecht gerichteter Prismen, sowie durch das Auftreten von Porencanälen, von welchen die Schalen durchsetzt sind.

Das Flächenwachsthum der Schalen geht am freien Rande vor sich und erfolgt hier durch schichtenweise Ablagerungen von Seite des Mantels, die sich auf der Oberfläche der Schale als concentrische Ringe zu erkennen geben. Die Verdickung der Schale wird an der ganzen Innenfläche gleichfalls vom Mantel her besorgt. Durch diesen verschiedenen Modus der Bildung entstehen auch verschiedene Structurverhältnisse der fertigen Schale, deren innerer Theil aus zahlreichen, über einander liegenden und gefalteten Schichten besteht, aus denen sich der Perlmutterglanz ableitet. Auf diese Perlmutterschichte folgt die äussere, aus senkrechten Säulchen zusammengesetzte, die ihre Entstehung dem Mantelrande verdankt. Auf Rechnung des letzteren kommt auch der hornartige Ueberzug (die sogenannte Epidermis oder das Periostracum) vieler Muschelschalen.

Die Lagerungsbeziehungen der *Cephalophoren*-Gehäuse zum Körper lassen ersehen, dass die in dieser Abtheilung vorkommenden Schalenbildungen mit denen der Muschelthiere keine directe Verwandtschaft besitzen. Das Gehäuse ist ein dorsales, von dem hier weniger nach den Seiten ausgezogenen Mantel gebildet. In letzterem Verhalten allein liegt das Gemeinsame von beiderlei Gebilden. Die enge Beziehung des Mantels zur Schale zeigt sich hier in sehr ausgesprochener Weise, indem die Schale in allen ihren Gestaltungen dem einfachen oder bruchsackartig ausgestülpten, den grössten Theil der Eingeweide bergenden Mantel angelagert ist. Dieses Verhältniss zum Mantel ist in Bezug auf die Genese zweifacher Art.

Entweder entsteht die Schale im Innern des Mantels und tritt entweder erst später unter Zerreissung des Mantels hervor, um zur äusseren Schale zu werden, oder sie entsteht gleich anfänglich auf der Oberfläche. Das erstere Verhalten bieten einige Pteropoden (Cymbulieen), deren Schale stets von einer dünnen Mantelschichte umschlossen bleibt, ferner die meist mit rudimentärer Schale versehenen Pleurobranchiaten und die landbewohnenden Pulmonaten. Bei diesen wird dies Gehäuse sehr frühzeitig zum äusseren, und verhält sich fernerhin ebenso. Es entsteht hierbei die Frage, ob aus dem Umstande, dass das Vorkommen innerer Schalen ein (auch bei Cephalopoden) sehr verbreitetes ist, indem

diese zugleich bei sonst sehr verschiedenen Abtheilungen auftreten, nicht auf ein sehr altes, ursprünglich wohl allgemeines Verhalten geschlossen werden darf. Zu diesem verhielte sich die äussere Schale auch da als secundäre Bildung, wo sie niemals eine innere ist.

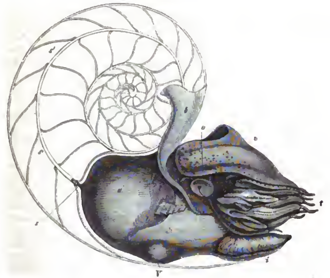
Bei den Uebrigen ist die Entstehung der Schale auf der Oberfläche die Regel und zwar gibt sich der Besitz einer Schale als ein so durchgreifender Charakter kund, dass er fast allen, die später schalenlos sind, vorübergehend zukommt. Ein solches vergängliches nur während des Larvenzustandes bestehendes Gehäuse besitzen z. B. die Abranchiaten und Gymnobranchiaten, ferner die Pterotracheen unter den Heteropoden.

Die Schalensubstanz, Absonderungsproduct des Mantels, bietet zahlreiche Verschiedenheiten dar vom weichen, fast gallertigen Zustande (z. B. bei Tiedemannia) bis zu den festen, soliden Bildungen, als welche die Gehäuse der meisten Kammkiemer erscheinen. Die ersteren Formen bestehen nur aus organischer Substanz. Durch Imprägnation mit Kalksalzen werden sie fester, von hornartiger Beschaffenheit, und beim Vorwiegen der anorganischen Substanzen gehen derbe Schalengebilde hervor. Durch schichtenweise Ablagerung der Schalensubstanz von Seiten der Manteloberfläche entsteht die Verdickung der Schale, sowie ihre Vergrösserung vom Mantelrande her erfolgt. Der einfache Zustand der napfförmigen embryonalen Schale bleibt bei einigen bestehen und wird durch gleichmässiges Wachsthum in bald mehr, bald minder flache oder konische Formen übergeführt (z. B. Patella), bei der Mehrzahl dagegen entsteht durch ungleichseitiges Auswachsen eine Spiralform, die selbst wieder zahllosen Modificationen unterworfen ist. Da die embryonalen Gehäuse auch bei denen, welche später nackt sind, zur Bergung des ganzen Körpers dienen, so wird hierin die Grundform zu suchen sein, von der die übrigen Schalenformen sich abzweigten.

Die Schalenbildungen der *Cephalopoden* bieten in ihrer stufenweisen Ausbildung eine Parallele zu den Cephalophorenschalen. Auch hier dürfen die einfachen Formen aus complicirteren und vollständigeren abgeleitet werden, indem die geologische Reihenfolge eine allmähliche Rückbildung der Schale erkennen lässt. Sowohl hinsichtlich der Texturverhältnisse als auch in den Beziehungen der Schale zum Körper, d. i. zu einem als »Mantel« erscheinenden Abschnitt des dorsalen Integumentes finden sich Wiederholungen der bereits angeführten Einrichtungen. Wir treffen entweder gerade gestreckte (diese nur untergegangenen Familien angehörig), oder gewundene Gehäuse, die vom Mantel gebildet, das Thier bald vollständig umhüllen, bald in rudimentärer Bildung auftretend, im Innern des Mantels verborgen sind und dann unter Aufgeben ihrer Bedeutung als Gehäuse nur noch wie innere Stützorgane erscheinen. Die vollkommener ausgebildeten Gehäuse der *Cephalopoden*, wie sie uns bei den fossilen *Ammoniten*, *Orthoceratiten* und den durch eine einzige Gattung in der gegenwärtigen Periode repräsentirten *Nautiliden* entgegentreten, zeigen einen von jenem der Cephalophorengehäuse verschiedenen Bau. Sie sind nämlich in einzelne hinter einander gelegene Kammern getheilt (Fig. 135), von denen nur die vorderste vom Thiere bewohnt

wird, obgleich auch die hinteren durch eine röhrenförmige, die Scheidewände durchsetzende Verlängerung (Sipho) (*s*) des Thieres mit letzterem in inniger Verbindung stehen. Die einzelnen Kammern entsprechen ebenso vielen Wachsthumsstufen des Thieres, welches mit jedem neugebildeten Abschnitt der Schale vorrückt und durch Bildung einer Scheidewand eine neue Kammer entstehen lässt. So verhalten sich die geraden Gehäuse der fossilen *Orthoceratiten*, die in einer Ebene spiralig gewundenen der *Ammoniten* und jene

Fig. 135.



der *Nautiliden*. Bei den letzteren (Fig. 135) schlägt sich ein Mantellappen (*b*) von der Rückseite des Thieres über einen Theil der Schale hinweg und scheint zur Verdickung derselben beizutragen. Fast ganz in den Mantel eingeschlossen treffen wir das ähnlich wie bei Nautilus construirte, in seinen Windungen jedoch nicht zusammenschliessende Gehäuse von Spirula und den Uebergang von den nur vom Mantel umhüllten Schalen zu jenen, die im Mantel eingeschlossen sind, bilden die Gehäuse der fossilen *Belemniten*. Dieser Vermittelung wegen sind die Reste dieser wahrscheinlich zum grossen Theile inneren Schalenformationen von grosser morphologischer Wichtigkeit.

Fig. 135. *Nautilus* mit dem Medianndurchschnitt der Schale. *i* Trichter. *t* Tentakel. *r* Kopflappen. *o* Auge. *b* Dorsaler Mantellappen. *ll* Verbindungsstelle des Mantels mit der Schale. *s* Ein Stückchen der Schale, welches mit dem rechten Mantelmuskel im Zusammenhang geblieben ist *a* Mantel. *s* Sipho. *s'* Siphocanal der Schale. (Nach Owen.)

Die Kammerbildung erscheint hier nur auf einen kleinen kegelförmigen Theil, den sogenannten Phragmoconus, beschränkt. Die einzelnen, wie horizontale Kegelschnitte über einander geschichteten Kammern, welche Abtheilungen des Phragmoconus bilden, waren auch hier durch einen Sipho untereinander in Verbindung gesetzt. Der ganze Phragmoconus wird von Verdickungsschichten umhüllt, die sich jedoch nicht gleichmässig über ihn ausdehnen, sondern hinter seiner Spitze einen mächtigen soliden Fortsatz, das sogenannte Rostrum darstellen. Der nach vorne über die Basis des Phragmoconus sich hinaus erstreckende lamellenartig ausgebreitete Abschnitt der Verdickungsschichten wird als »Hornblatt« bezeichnet. Der Phragmoconus muss als das Homologon der gekammerten Schalen der anderen *Cephalopoden* angesehen werden, während die von ihm ausgehende Lamelle, das sogenannte Hornblatt, wie eine einfache Verlängerung der vordersten Kammerwand sich darstellt und die massive Spitze (Rostrum), die sich von der ganzen Schale am vollständigsten erhalten zeigt, auf einfache, von dem umgeschlagenen Mantel gebildete Verdickungsschichten reducirt werden muss.

Eine völlig im Mantel verborgene, nicht selten mit einer hinteren Spitze hervorragende und dadurch schon an die Schalenbildung der Belemniten erinnernde flache Schale stellt das als »Os Sepiae« bekannte Gebilde der *Sepiden* vor. Es besteht aus mehrfachen an organischer Substanz reichen Schichten, welche durch Schichten von Kalkeinlagerungen von einander getrennt sind und erscheint somit aus über einander gelagerten Blättern zusammengesetzt. Die äusserste, der sogenannten Rückenoberfläche des Thieres zugewandte Lamelle ist von besonderer Festigkeit, und sie ist es, die sich direct in die hintere Spitze auszieht und die Grundlage für die blättrigen Ablagerungen abgibt, die sich auf der Innenfläche der schwach gewölbten Schale bis zu oft beträchtlichem Durchmesser erheben. Diese Schalen lassen sich unmittelbar von jenen der Belemniten ableiten, besonders wenn man jene Sepienschalen, die wie S. Orbigniana in eine starke, freie Spitze auslaufen, in Betracht zieht. Die solide Spitze entspricht dem Rostrum der Belemniten, während die Alveolarhöhle der letzeren, sowie das vom Rücken derselben ausgehende Hornblatt dem ganzen übrigen Theil der Sepienschale homolog ist. Die in der Alveole der Belemniten die Kammern des Phragmoconus darstellenden Scheidewände sind in der Sepienschale durch die flach oder nur wenig concav angesetzten Lamellen repräsentirt. Anstatt getrennt von einander Kammern zu bilden, folgen die Schichten unmittelbar auf einander, und so tritt die complicirte Schale der Belemniten durch Reduction auf eine niedere Stufe, welche der Sepienschale entspricht. Noch mehr reducirt ist die Schale der *Loliginen*, welche nur durch ein langgestrecktes, biegsames, im Rückentheile des Mantels verborgenes Hornblatt (Calamus) dargestellt wird. Seiner Mitte entlang verläuft ein nach aussen vorspringender Kiel, der, oben am stärksten, nach unten zu abnimmt und an den Seiten sich continuirlich in die Ränder des Hornblattes fortsetzt. Dieses Schalenrudiment entspricht dem äusseren gewölbten und an organischer Substanz reicheren Theile einer Sepienschale und ist damit auch dem Hornblatte eines

Belemnitengehäuses homolog. — Endlich findet man in der Gattung *Octopus*, deren Mantel im Nacken nicht mehr vom Kopfe abgesetzt ist, ein Paar dünne Plättchen, dem Rückenintegumente eingelagert und diese erscheinen als die letzten Ausläufer einer vom Mantel ausgehenden Schalenbildung, welche sich jener bei Cephalophoren beschriebenen somit vollständig parallel verhält.

Hinsichtlich des feineren Baues sind die Schalen der *Brachiopoden* von denen der Lamellibranchiaten durch die nur schwach entwickelte innere Schichte unterschieden, sowie auch die Stellung der Prismen meist eine andere, d. h. gegen die Fläche der Schale geneigte ist. Am manniehfaltigsten erscheint die Textur der Muschel-Schalen, wo zudem noch durch das Fehlen oder Ueberwiegen der einzelnen Schichten Eigenthümlichkeiten ausgeprägt sind. Bald fehlt die Prismenschichte vollständig (z. B. bei Cyclas), bald bildet sie den bedeutendsten Theil der Schale (Pinna). Das Gleiche gilt von der Perlmutterschichte. Porencanäle finden sich gleichfalls in manchen Schalen von Lamellibranchiaten vor (z. B. bei Cyclas), doch sind sie nicht so verbreitet, als man früher annehmen mochte, bevor man wusste, dass die in vielen Muschelschalen — wie auch in Cephalophoren-Gehäusen — vorhandenen, feinen, meist verzweigten Canälchen das Werk parasitischer Organismen (Pilze) sind. Die äussere, als Oberhäutchen (Periostraeon) bezeichnete Schalenschichte, nur aus organischer Substanz gebildet, ist häufig Träger von Farbstoffen. Da die beiden Schalenklappen am Schlossbande unmittelbar mit einander zusammenhängen, und das letztere gleichfalls eine, nur durch Mangel der Verkalkung ausgezeichnete Mantelablagerung vorstellt, so bilden beide Klappen ein Ganzes, und können in dieser Beziehung als eine continuirliche Abscheidung betrachtet und den Gehäusen der Cephalophoren näher gebracht werden, als bei Nichtbeachtung des Schlossbandes möglich ist.

Die Verwandtschaft zwischen beiderlei Gebilden tritt am deutlichsten bei den Larven von Dentalium hervor, deren Gehäuseanlage ganz abweichend von denen anderer Cephalophoren-Larven gestaltet ist. Sie trägt Spuren einer bilateralen Symmetrie, indem sie ganz wie zwei an der Stelle des Schlosses in einander übergehende Klappen erscheint. (Vergl. Lacaze-Duthiers). Die absondernde Thätigkeit des Mantels beschränkt sich übrigens nicht auf die Schalenbildung. Bei den Bohrmuscheln (Teredo) wird die Innenfläche der Rohre von einer vom Mantel abgesonderten kalkhaltigen Schichte ausgekleidet, und bei Aspergillum sondert der Mantel eine das ganze Thier umschliessende Kalkröhre ab, in welche die rudimentär bleibenden Schalenklappen aufgenommen werden.

Unter den Cephalophoren entbehren wohl nur wenige oder gar keine, auch während des Larvenzustandes, eines Gehäuses, nachdem man auch bei den Gymnosomata unter den Pteropoden Larvengehäuse erkannt hat. Die Beschaffenheit der embryonalen Schale bleibt bei vielen Cephalophoren hinsichtlich der Zartheit dieses Gebildes bestehen, wenn auch die Form sich nach und nach sehr mannichfach gestaltet. Die dünnen zerbrechlichen Gehäuse der meisten Pteropoden (Hyalea, Chreseis), von Heteropoden (Carinaria), und von manchen Gasteropoden bieten einfache Schichtungen dar, von denen höchstens eine äusserste Lage als Oberhäutchen different beschaffen ist. In den stärkeren Schalen gibt sich ein aus Plättchen zusammengesetzter Bau zu erkennen, und zwar bilden die Plättchen mehrere Lagen, in jeder eine andere Anordnung aufweisend. In dieser Zusammensetzung stimmen die meisten Gasteropoden-Gehäuse mit einander überein.

Die weichen inneren Schalen der Cymbulieen sind eigenthümliche Bildungen dieser Pteropodenfamilie, und nicht blos durch den Kalkmangel oder die besondere Gestaltung von den übrigen Schalenbildungen verschieden. Diese Thiere besitzen nämlich nach Krohn's Beobachtungen (s. Beiträge z. Entw. d. Pterop. u. Heterop. Leipzig 1860) wäh-

rend des Larvenzustandes eine gewundene Kalkschale als Vorläufer, und diese vorgängliche Kalkschale muss als die bei den andern Cephalophoren bleibende Schale angesehen werden, sie ist des gemeinsame Erbstück einer grössern Abtheilung. Die nach dem Verluste der Kalkschale im Mantel entstehende weiche Hyalinschale ist deher eine erst später erworbene Bildung, die vielleicht auch noch anders aufgefasst werden kann, indem man sie als zum Gewebe des Mantels gehörig, etwa analog dem Gallertschirm einer craspedoten Meduse betrachtet. Die vererbte Schale scheint übrigens in einzelnen Fällen eine gleiche hyaline Beschaffenheit besitzen zu können. Bei der Larve von *Marsenia* besteht nämlich eine solche Schale, unter welcher erst später eine Kalkschale erzeugt wird. (Krohn im Arch. Nat. 1853).

Ein bezüglich seines Gefüges dem Gehäuse ähnliches Gebilde ist der auf dem Rücken des Fusses befindliche »Deckel« der Kammkiemer. Dagegen können die aus acht hinter einander gelegerten und beweglich verbundenen Stücken zusammengesetzten Schalen von *Chiton* nicht den Gehäusebildungen der übrigen Cephalophoren beigezählt werden, obgleich sie wie jene dem Mantel verbunden sind. Abgesehen von der durch die Aufeinanderfolge der Schalenstücke ansgesprochenen Gliederung, stellen sie sich durch ihre Beziehungen zum Integument ausserhalb der Reihe jener Cuticularbildungen.

Bezüglich der Cephalopodenschale sind von den oben aufgeführten Gebilden die Schalen der weiblichen Argonauten zu trennen, welche rein äusserliche sind, und der Kammern oder Andeutungen davon entbehren. Sie scheinen von den beiden in breite Lappen ausgezogenen Armen gebildet zu werden, deren Innenfläche reichlich mit Drüsen ausgestattet ist.

Die specielle Gestaltung der mannichfachen Schalen- und Gehäusebildungen verwerthet die Systematik.

Ueber den feineren Bau der Brachiopoden- und Lamellibranchiaten-Schalen vergl. Bowerbank, Transact. microscop. Soc. 1844. I. Ferner Carpenter in Cyclopaedia of Anat. and Phys. IV, euch Leydig, Lehrb. der Histologie.

Inneres Skelet.

§ 152.

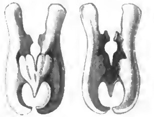
Bei der Mehrzahl der Weichthiere wird der Mangel eines inneren Skelets aufgewogen durch die Starrheit der Körperhüllen, oder durch Hartgebilde, die als Absonderungsproducte von Seite der Oberfläche des Körpers entstehen und die häufig auch zu inneren Stützen werden können. In den mannichfachen Schalen- und Gehäusebildungen finden sich zahlreiche Beispiele hiefür. Auch die unter den Brachiopoden bei den Terebratuliden vorkommenden festen die Arme tragenden Gerüste (Fig. 137. *c*), sind nur innere Fortsätze der äusseren Schale und deshalb nicht als wahre innere Skelete anzusehen. Dieser Apparat wird bei Terebratula durch zwei von der dorsalen Schale ausgehende Leisten gebildet, die, nachdem jede mit der anderen, vom Boden der Schale kommenden Leiste sich vereinigt hat, nach vorne verlaufen, um dann bogenförmig sich nach hinten zu wenden, und in der Mitte wieder mit einander sich zu verbinden (vergl. Fig. 137). Andere Gattungen bieten zahlreiche Modificationen dar.

Anders verhalten sich innere Stützorgane bei den *Cephalophoren*. Im Kopfe dieser Thiere liegen, von der Muskulatur des Pharynx umschlossen,

zwei oder zuweilen auch vier mehr oder minder innig mit einander verbundene Knorpelstückchen. Sie bilden für die Reibplatte und ihre Adnexa einen Stützapparat, und bieten Insertionsstellen für einen Theil der Pharynxmuskulatur, besonders für jene Muskeln, welche die Reibplatte in Bewegung setzen.

Reichlicher entwickelt treffen wir knorpelige Stützorgane bei den *Cephalopoden*. Das bedeutendste derselben liegt im Kopfe und dient als Hülle der Nervencentren, als Stütze der Seh- und Hörorgane, sowie als Ursprungsstelle einer reichen Muskulatur. Bei Nautilus wird dieser Kopfknorpel durch zwei median verschmolzene, vorne wie hinten in Fortsätze ausgezogene Stücke dargestellt, welche den Anfangstheil der Speiseröhre umfassen (Fig. 136). Um vieles mehr entwickelt ist der Kopfknorpel der *Dibranchiaten*. Er besteht aus einem mittleren, vom Oesophagus durchbohrten Theile und zwei Seitenflügeln, welche bald nur als flache Ausbreitungen erscheinen und dann zur Bildung einer Orbita mit accessorischen Knorpelplättchen versehen sind, bald in höherer Ausbildung auch nach oben in Fortsätze übergehen und die Orbita vollständig umschliessen. Im mittleren Theile des Kopfknorpels, da, wo der Oesophagus ihn durchsetzt, lagert das centrale Nervensystem.

Fig. 136.



Ausser dem Kopfknorpel besitzen die Dibranchiaten noch einige andere knorpelige Skeletstücke. Von diesen ist ein Rückenknorpel das verbreitetste. Derselbe liegt bei den Sepien als ein halbmondförmiges Stück im vordern Dorsaltheile des Mantels, und setzt sich seitlich in zwei schmale Hörner fort, die bei Octopus, wo das Mittelstück geschwunden, allein noch vorhanden sind.

Dazu kommt noch ein Knorpelstück im Nacken, sowie zwei Knorpel an der Trichterbasis, die man als Schlossknorpel bezeichnet hat. Sie sind weniger constant als die an der Basis der Flossen liegenden Knorpelstücke, die bei allen mit Flossen versehenen Dibranchiaten zur Befestigung der Flossenmuskulatur bestehen.

Durch das Vorkommen solcher Gebilde, die aus denselben histiologischen Elementen bestehen, wie das primordiale Skelet der Wirbelthiere, könnte man zwischen letzteren und jenen Mollusken verwandtschaftliche Beziehungen annehmen, und besonders aus dem Verhalten des Kopfknorpels der Cephalopoden eine Vergleichung mit dem Knorpelcranium der Wirbelthiere begründen wollen. Derlei oft aufgetauchte Meinungen sind mit Recht ebenso oft zurückgewiesen worden. Wenn auch das Knorpelgewebe bei den Wirbelthieren seine grösste Verbreitung besitzt, so erlaubt doch sein Vorkommen bei Anderen noch keineswegs daraus mehr zu folgern, als eben durch die Thatsache dargethan wird. Es bestehen darin nur Einrichtungen, die mit dem inneren Skelete der

Fig. 136. Kopfknorpel von *Nautilus*. *A* von hinten. *B* von vorne. (Nach VALENCIENNES.)

Wirbelthiere nur das Gewebe und einen Theil das Leistungen gemein haben, sonst aber ganz heterologe Bildungen sind.

Bezüglich der specielleren Verhältnisse des Kopfknorpels ist zu bemerken, dass sein Orbitaltheil bei Sepia am entwickeltsten ist. Hier liegt auch vor ihm noch ein Knorpelstück, an welchem Muskeln für die Arme entspringen. Auch im feineren Baue des Knorpels bieten die Sepien Eigenthümlichkeiten. Die Knorpelzellen senden zahlreiche lange feine Fortsätze aus, welche die Intercellularsubstanz durchziehend, ihr ein fein streifiges Ansehen geben (Boll).

Bewegungsorgane und Muskelsystem.

§ 153.

Aus dem Vorkommen eines mit dem Integumente vorhandenen Hautmuskelschlauches, sowie aus der im Ganzen, trotz der vielgestaltigen Modificationen doch einförmigen Bildung der äusseren Stützapparate ist ersichtlich, dass gesonderte Muskelbildungen nur wenig entfaltet sein können. Auch durch den Mangel innerer Stützorgane in den unteren Abtheilungen, oder durch deren geringe Entwickelung in den höheren Classen wird eine complicirtere Muskulatur unmöglich gemacht.

Ausser der Muskulatur, die unmittelbar dem Hautmuskelschlauche angehört, wie jene des Mantels und der Arme, findet sich bei den *Brachiopoden* eine grössere Anzahl von selbständigen Muskeln, welche die Leibeshöhle durchsetzen (vergl. Fig. 137). Sie dienen zum Oeffnen und Schliessen der Schale, sowie die vom Stiele ausgehenden auch Drehbewegungen des Körpers ausführen können. Diese Stielmuskulatur scheint jedoch dem Hautmuskelschlauche anzugehören. Da, wie oben gezeigt, die Schalen der Brachiopoden ganz andere Theile sind als jene der Lamellibranchiaten, so hat diese innere Muskulatur mit jener der letzteren morphologisch nichts gemein. Bei den *Lamellibranchiaten* sind vorzüglich Schliessmuskeln entwickelt, die quer oder schräg durch den Körper ziehend, von einer Schalenklappe zur andern tretende Muskelbüschel vorstellen. Diese sind entweder auf zwei weit von einander liegenden Gruppen —, die eine vorne (Fig. 143. *ma*), die andere hinten (*mp*) — vertheilt und bilden zwei getrennte Muskeln (z. B. bei Unio, Anodonta), oder beide Muskeln nähern sich einander und treten endlich zu einer einzigen Masse zusammen (z. B. bei den Austern), welche dann die Mitte der Schale einnimmt. Zum Rückziehen des Fusses wirken gleichfalls besondere dem Integument verwebte Muskeln, die vom Rücken der Schale entspringen und zuweilen in mehrere Paare gesondert sind. Diese Retractoren

Fig. 137.

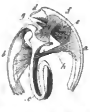


Fig. 136. Muskulatur von *Terebratula*. *a b* Die beiden Schalenhälften. *c* Das Armgerüste. *d* Der Stiel. *e f g h* Muskulatur zum Oeffnen und Schliessen der Schale. (Nach Owen.)

finden sich wieder bei den gehäusetragenden Cephalophoren. Sie bilden hier meist einen einfachen Muskel, der im Grunde des Gehäuses entspringt, und sich zu den vordern Körpertheilen begibt, wobei er an Umfang zunimmt. Bei den Pteropoden strahlt er in die Flossen aus. Bei den Gasteropoden versorgt er ausser dem Fuss noch den Kopf, besonders den in demselben liegenden Schlundkopf. Er gibt dabei besondere Bündel an andere hervorstreckbare Theile, so an die Tentakel, und an das Begattungsorgan ab. Da er von der Spindel des Gehäuses entspringt und auch in seinem Verlaufe ihr anliegt, so wurde er als M. columellaris bezeichnet. Auch bei den *Heteropoden* ist er vorhanden, selbst da, wo die Gehäusebildung zurückgetreten ist oder vollständig fehlt (Pterotrachea). Er hat auch hier seine Endausbreitung im flossenartigen Fusse. Ausser diesem Muskel finden sich noch einzelne zu den Eingeweiden tretende Bündel.

Schon durch das Bestehen eines entwickelten inneren Skeletes wird die Muskulatur der Cephalopoden mehr differenzirt und der ansehnlichste Theil des ersteren bietet für die Muskeln mehrfache Ursprungs- und Insertionsstellen. An den Kopfknorpel befestigen sich bei Nautilus zwei mächtige Retractoren, die seitlich in der Wohnkammer der Schale entspringen. Bei den mit innerer Schale versehenen Dibranchiaten (Decapoden) nehmen dieselben Muskeln ihren Ursprung von der Wand des Schalenüberzuges und bei den Octopoden von einem dort liegenden Knorpel. Von diesen beiden Muskeln zweigen sich zwei Züge für den Trichter ab, und ein anderes mächtigeres Muskelpaar entspringt im Nacken des Thiers und tritt breit zur Ventralfläche in den Trichter. Auch im Mantel ordnet sich die Muskulatur in gesonderte Lagen, und die in die Flossen eintretenden Theile bilden ebenso deutlich getrennte Schichten. Die Muskulatur der Arme entspringt vom Kopfknorpel. Sie umschliesst einen in der Armaxe verlaufenden Canal.

Als Organe der Ortsbewegung fungiren bei den meisten Mollusken während der ersten Entwickelungszustände bestimmte Stellen des Körpers bedeckende Cilien. Bei den Brachiopodenlarven leistet ein ähnliches wahrscheinlich die Anlage der Arme darstellendes Wimperorgan denselben Dienst. Bei den Lamellibranchiaten und Cephalophoren macht das oben (§ 149) beschriebene Wimpersegel gleichfalls ein freies Umherschwärmen möglich, bis die Ausbildung anderer Apparate der Ortsbewegung diese Function dem Wimpersegel abnimmt, oder eine festsitzende Lebensweise, häufig von der Entwickelung massiver Gehäuse begleitet, beginnt.

Die Ausbildung eines Abschnittes des Hautmuskelschlauchs zum Fusse lässt diesen bei den *Lamellibranchiaten* und *Cephalophoren* als verbreitetstes Locomotionsorgan erscheinen. In der Regel dient er als Organ zum Kriechen, wobei Contractionen wellenförmig über ihn hinlaufen. Zu dieser Leistung ist er noch vollkommen bei den *Gasteropoden* befähigt, wo er eine platte fleischige Sohle besitzt, die bei vielen auch als Saugnapf zu fungiren vermag. Bei ansehnlicher seitlicher Verbreiterung dient er als Ruderorgan beim Schwimmen (z. B. bei Gasteropteron). In gleicher Weise ist die senkrechte Flosse der *Heteropoden* thätig, die nach Art einer Schraube sich bewegt.

Endlich sind bei den *Pteropoden* gleichfalls Theile, die aus dem Fusse hervorgehen, als Flossen in Wirksamkeit. In vielen Fällen ist die Function des Fusses von dem Füllungszustande der Leibeshöhle mit Flüssigkeit abhängig, indem dadurch eine bedeutende Expansion desselben erfolgt, worüber unten beim Blutgefässystem Näheres bemerkt ist.

Bei den *Cephalopoden* ist für die freiere Bewegung, wie sie beim Schwimmen sich äussert, neben der Wirkung der seitlichen Flossen vorzüglich der Trichter und der Mantel von Wirksamkeit, indem das aus der Mantelhöhle durch Contraction des Mantels und engen Anschluss des Mantelrandes an die Oberfläche des Trichters durch letzteren hindurchströmende Wasser nochmals durch die Trichterwandung stossweise ausgetrieben wird und dadurch das Thier bei einem jeden Contractionsacte nach rückwärts bewegt. Ausser dieser Art der Locomotion kommen auch noch kriechende Bewegungen vor, welche durch die Arme der Thiere vermittelt werden.

Bezüglich des histiologischen Verhaltens der Muskeln der Weichthiere ist hervorzuheben, dass die Formelemente jenen der Würmer ähnlich sind. Die Fasern erscheinen als lange, meist etwas abgeplattete, und daher bandförmige Gebilde, deren contractiler Inhalt zuweilen feine, auf fibrillären Zerfall deutende Streifungen aufweist. Auch Andeutungen von Querstreifen finden sich sehr häufig. Die Faser trägt einen oder mehrere Kerne. Diese scheinen in der Regel im Inneren der Röhre zu liegen, und sind von Resten unveränderten Protoplasmas umgeben. Je nach der Dicke der die Wand der Röhre bildenden contractilen Substanz ist das Innere der Röhre weiter oder enger, im letzteren Falle häufig nur durch einen Streifen feiner Körnchen bemerkbar, welcher die Längsaxe der Muskelröhre durchzieht. Mit diesem Baue harmoniren die langsam erfolgenden Contractionen der Körpertheile der Mollusken, die darin einen eclatanten Gegensatz zu den energischen Bewegungen der quergestreiften Muskulatur der Arthropoden verstellen. Vergl. Leydig. Histologie. Weissmann, Zeitschr. fur rat. Med. III. Reihe. XV. S. 80. G. Wagener, A. A. Ph. 1863. S. 211.

Für die Muskulatur der *Brachiopoden* ist noch der in den Armen befindlichen Muskeln Erwähnung zu thun, die in drei Streifen unter der Armrinne verlaufen, und zur Bewegung der die Arme besetzenden Fädchen dienen. Die Bewegung der Arme selbst scheint vorzugsweise von dem verschiedenen Füllungsgrade der letztere durchziehenden Gefässcanäle bedingt zu werden.

Die Muskulatur des Mantels ist bei den *Lamellibranchiaten* besonders an den Siphonen stark entwickelt. Ringfasern stellen einen Schliessmuskel vor und von den Längsfasern können sich einzelne Bündel in gesonderte Muskeln umwandeln, die dann selbständig an den Schalen entspringen. Sie bilden dann Retractoren der Siphonen. Wir finden sie bei Venus, Solen, Mactra etc.; im Uebrigen zeigt der Mantelrand reichlichere Muskelfaserzüge. Den Schliessmuskeln der Schale antagonistisch wirkt das elastische, beide Schalen verbindende Schlossband. Der Wirkung dieses Bandes setzt ein neben den Schliessmuskeln verlaufender starker Faserstrang Grenzen. Das Oeffnen der Schale wird also durch Erschlaffen der Schliessmuskeln bedingt. Ausser den Ostraceen besitzen nur Einen Schliessmuskel die Aviculaceen und Pectinaceen.

Ein eigenthümliches Verhalten zeigt der Schliessmuskel bei der Gattung *Anomia*, bei welcher die eine flache, am Boden festsitzende Schale eine Oeffnung besitzt, durch welche ein Theil des Schliessmuskels tritt und somit dem Thiere zur Befestigung dient. — Als eine Abzweigung des Fussmuskels ist ein zur Byssusdrüse gehender Muskel aufzufassen, der als Retractor derselben wirkt.

Die Muskulatur des Fusses mancher *Gasteropoden* lässt denselben wie einen Saugnapf fungiren, so dass das Thier sich damit befestigen kann. Diese Eigenthümlichkeit erscheint als eine Anpassung im hohen Grade entwickelt bei den an Küsten lebenden und der Wogenbrandung ausgesetzten Gattungen Patella und Chiton.

Organe der Empfindung.

Nervensystem.

Centralorgane und Körpernerven.

§ 154.

Auch für dieses Organsystem können wir bei den Würmern Anknüpfungen nachweisen. Der gesammte Centralapparat scheidet sich nämlich in eine obere dem Anfang des Darmrohrs aufliegende Ganglienmasse, die oberen Schlundganglien, und eine ventral gelagerte, durch Commissuren mit der ersteren verbundene Masse, die unteren Schlundganglien. Beide sind paarig und setzen sich wieder aus einzelnen mehr oder minder deutlich abgegrenzten Gangliencomplexen zusammen, die aber nur in wenigen Abtheilungen genauer bekannt sind. Vom Nervensystem die ungegliederten Würmer unterscheidet sich also das Nervensystem der Mollusken durch das Vorkommen einer unteren Schlundganglienmasse, und von jenem der gegliederten Würmer wie auch der Arthropoden ist es durch den Mangel einer Wiederholung derselben untern Ganglienpartie verschieden. Der letzteren Form steht es aber dennoch am nächsten, da durch das Vorkommen unterer Schlundganglien eine der Bauchganglienkette oder bestimmt doch dem ersten Ganglion derselben vergleichbare Einrichtung gegeben ist. Die Thatsache, dass untere Ganglien bei Würmern erst mit einer Metamerenbildung auftreten, mag auch für die Mollusken dahin verwerthet werden, im Zusammenhalte mit andern Organisationsverhältnissen (siehe unten: Circulations- und Excretionsorgane) die Andeutung einer Gliederung zu erkennen. Demnach ist die Bildung der untern Schlundganglienmasse nicht etwa als eine Verlegung sonst in obern Ganglien enthaltener Apparate nach der ventralen Seite, aber auch nicht als eine nur durch die Ausbildung der ventralen Körpertheile (vorzüglich des Fusses) erworbene Neubildung, sondern durch denselben Vorgang entstanden, durch den auch bei Würmern ventrale Ganglien differenzirt sind (siehe näheres in der Anmerkung). Die Bezeichnung als »Schlundring« ist daher nur mit dem Vorbehalte zu gebrauchen, dass obere und untere Theile ungleichartig sind.

Der Schlundring erleidet eine Reihe von Modificationen, die sich vorzüglich in der wechselnden Lagerung der Ganglien, sowie in einer feineren Differenzirung dieser Theile kund geben. Die Ganglien können in ihrer Masse bald oben oder unten, bald auch mehr seitlich präponderiren. So können die unteren zur Seite rücken und sowohl unter sich als auch mit den oberen durch lange Commissuren verbunden sein; oder sie können sich mit

den oberen derart verbinden, dass eine untere Ganglienmasse zu fehlen scheint, und nur ein Commissurstrang den Schlundring auf der ventralen Fläche vervollständigt. Zum Theile geht hieraus auch der Umstand hervor, dass die Nerven für gewisse Sinnesorgane eine verschiedene Ursprungsstelle zeigen und bald von den oberen, bald von den unteren Ganglienmassen entspringen. Die wechselnde Lagerung der Ganglien, die fast an allen Theilen des Schlundringes statthaben kann, lehrt zugleich, dass in vielen Fällen die Annahme eines absoluten Mangels einzelner Abschnitte des Gangliensystems ungerechtfertigt ist, so dass wir also da, wo z. B. nur ein einziges Ganglion oben oder unten an einem Schlundringe vorkommt, dasselbe nicht blos einem der oberen oder der unteren Schlundganglion aequivalent ansehen dürfen, sondern es muss solches als der ganzen Summe von Ganglien, die in entwickelteren Verhältnissen am Schlundringe sich finden, homolog betrachtet werden.

Das peripherische Nervensystem geht aus den Centraltheilen des Schlundringes hervor und vertheilt sich an den Körper, häufig unter Verbindung mit zahlreichen kleinen Ganglien. Mit den oberen Schlundganglien (seltener mit den unteren) steht gleichfalls eine Anzahl anderer Ganglien durch verschieden lange Commissuren in Verbindung, die wir sammt den von ihnen ausgehenden Nerven als ein sympathisches oder Eingeweidenervensystem ansehen. In der allgemeinen Anlage entspricht dasselbe jenem bei den Würmern und den Gliederthieren vorgeführten und zerfällt wie dort in einen vorderen und hinteren Abschnitt.

Am wenigsten kann das Nervensystem der *Brachiopoden* in die Reihe der übrigen gestellt werden. Es wird aus Ganglienmassen zusammengesetzt, die in der Nähe des Oesophagus (Fig. 138. *d*) lagern. Ein solch' grösseres Ganglion (*n*) liegt (bei Tere-

Fig. 138.

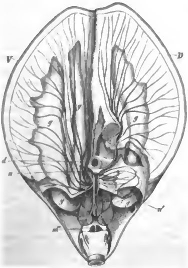


Fig. 138. Nervensystem von ***Waldheimia australis*** von der dorsalen Fläche aus. Die dorsale Schalenklappe ist entfernt, ebenso die linke Hälfte des dorsalen Mantels *D*, der somit auf der rechten Seite sichtbar ist. *V* Linke Hälfte der ventralen Mantellamelle. *P* Stiel. *d* Oesophagus, durchschnitten. (Ein Paar vor dem Oesophagus liegender Ganglien, die durch dünne Fädchen mit dem Ganglion *n* verbunden sind, sind nicht angegeben.) *n* Vorderes, *n'* hinteres Oesophagealganglion. *g g* Geschlechtsorgane. *m* Occlusor-Muskel. *m'* Divariator. *m''* Ventraler Adjustor. *m'''* Accessorischer Divariator. (Nach Hancock.)

bratuliden) dicht am Oesophagus und schickt um denselben zwei zu kleineren Ganglien tretende Commissuren. Seine Hauptstämme dagegen lässt es nach Bildung einer Anschwellung (n') zum Stiele verlaufen. Von den Anschwellungen derselben treten reich verzweigte Nerven zur ventralen Mantellamelle ab, während die dorsale ihre Nerven unmittelbar vom Hauptganglion empfängt. Ob wir in dem letzteren ein oberes, oder — wie Manche angeben — ein unteres Schlundganglion erkennen dürfen, ist noch nicht gesichert, allein es bestehen Gründe für die Annahme, dass jenes Ganglion ein dorsales sei.

Die oben gegebene Auffassung von den Beziehungen der unteren Ganglien zur Metamerenbildung gründet sich vorzugsweise auf die Lagerungsverhältnisse dieser Ganglien bei den Ringelwürmern, die uns bei der hier noch wenig veränderten Homodynamie der Metameren am wichtigsten sein müssen. Hier lagert das erste Ganglion des Bauchmarkes niemals unter dem oberen Schlundganglion, sondern immer hinter demselben. (Vergl. die sorgfältigen Darstellungen LEYDIG's in dessen Tafeln z. vergl. Anatomie). Fassen wir, wie gebührend, die Metamerenbildung aus einem Wachsthumsprocesse, und zwar aus einem Vorgange, den wir als Knospung bezeichnen, entstanden auf, so haben auch die bezüglichen Ganglien diesem Vorgange ihre Entstehung zu danken. Damit erhalten wir die Unterlage für die Beurtheilung des Verhaltens bei den Mollusken. Wenn diese uns die Erscheinung einer Metamerenbildung nicht mehr bieten, oder höchstens Andeutungen davon, die nicht einmal in der äussern Gestaltung sich aussprechen, so muss bedacht werden, dass wir in den lebenden Formen dieses Thierstammes von dem Urstamm sehr weit entfernte Organismen vor uns haben. Der Kern der Verschiedenheit meiner Auffassung von der bisher üblichen liegt eben darin, dass ich die Erscheinung der unteren Ganglienbildung als eine e r e r b t e betrachte, die von einer Metamerenbildung ausging, indess die andere sie als einen von der Ausbildung ventraler Theile abhängig gedachten Anpassungszustand ansieht.

Für das Nervensystem der ***Brachiopoden*** wird von HANCOCK ein Schlundring angegeben, der durch feine, mit zwei kleinen Ganglien versehene Commissurstränge gebildet wird. Die genannten Ganglien sind als labiale Ganglien anzusehen. Mit den übrigen Mollusken würde dadurch nur eine allgemeinste Uebereinstimmung ausgedrückt sein, im Besonderen ergibt sich ein ganz verschiedenes Verhalten. Wir müssen also vorläufig von jeder Vergleichung absehen. Nur wenn das Hauptganglion (Fig. 138 n) als dorsales gelten kann, mögen Anknüpfungspuncte gefunden werden. Als untere Ganglienmasse wird übrigens auch von LACAZE-DUTHIERS (bei Thecidium) das Nervencentrum angesehen.

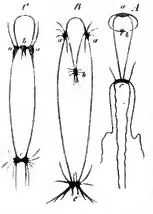
§ 155.

Bestimmtere Uebereinstimmungen bietet das Nervensystem der Otocardier dar, indem bei Allen ein Schlundring vorhanden ist, der seine mannichfaltigen Modificationen theils aus Differenzirungen, theils aus Rückbildungen ableiten lässt.

Wenn bei den *Lamellibranchiaten* eine relativ geringe Entwickelung der oberen Schlundganglien vorkommt, so ist diese aus dem Mangel eines mit Sinnesorganen versehenen Kopfes abzuleiten. Das obere meist dicht über der Mundöffnung gelegene Ganglienpaar (Fig. 139. a) tritt sehr häufig so zur Seite, dass zwischen ihm eine längere Commissur besteht. Dies ist z. B. der Fall bei Lucina, Panopaea, Anodonta, Unio, Mytilus, Arca, Car-

dium, Pholas u. a. Diese obern Schlundganglien geben ausser ansehnlichen nach hinten verlaufenden Verbindungssträngen zu einem dem Eingeweidenervensystem angehörigen Ganglion nur einige kleinere Zweige ab. Die unteren Schlundganglien haben den Verbindungsbezirk ihrer Nerven im ventralen Theile des Körpers und zwar besonders im Fusse, so dass sie auch als Fussganglien (ganglia pedalia) bezeichnet werden dürfen. Sie lagern an der Wurzel des Fusses und sind zuweilen auch tiefer in ihn eingebettet, woraus hervorgeht, dass ihre Beziehungen zum Schlunde nur höchst oberflächlich sind, und es bei den übrigen *Mollusken* eigentlich nur die dem Schlunde benachbarte Lage des Fusses ist, wodurch jene Ganglien unter die Speiseröhre zu liegen kommen. Je nach der Entwickelung des Fusses und der Entfernung desselben vom vorderen Theile des Körpers sind die Commisurstränge von verschiedener Länge. Bei wenig ausgebildetem Fusse, oder wenn derselbe sehr weit nach vorne gerückt ist, können obere und untere Schlundganglien einander beträchtlich genähert sein (bei Solen, Maetra). Es kann sogar eine Aneinanderlagerung stattfinden, wie dies bei Pecten sich trifft (Fig. 139. *C*), wo dann die durch eine weitgespannte Bogencommissur verbundenen oberen Ganglien (*a*) die kleineren Fussganglien zwischen sich nehmen. Die voluminöse Ausbildung der Fussganglien hängt von der Entwickelung des Fusses ab. Sie sind in der Regel innig mit einander verbunden, jedoch so, dass sie noch deutlich als ein discretes Paar zu erkennen sind. Die peripherischen Nerven der oberen Schlund- oder Gehirnganglien haben ihre vorzügliche Verbreitung in den dem Munde zunächst gelegenen Körpertheilen und senden auch Aeste zum Mantel. Bei einigen erscheinen diese Mantelnerven (Fig. 143. *t'*) als zwei starke Stämme, die dann am Rande des Mantels mit anderen, dem Eingeweidenervensystem angehörigen Aesten sich verbindend entweder einen einfachen stärkeren Randnerven, oder ein förmliches Nervengeflechte darstellen helfen.

Fig. 139.



Die Ausbildung eines Kopfes und die Entfaltung von mehrfachen oft sehr hoch differenzirten Sinnesorganen in demselben lässt das Nervensystem der *Cephalophoren* von jenem der vorigen Abtheilungen vorzüglich durch die grössere Ausbildung der Gehirnganglien ausgezeichnet erscheinen. Es ist nicht allein eine grössere Anzahl einzelner Ganglien wahrzunehmen, sondern auch eine innigere Verbindung derselben unter einander, wodurch ein höherer

Fig. 139. Nervensystem der Lamellibranchiaten. *A* von *Teredo*, *B* von *Anodonta*, *C* von *Pecten*. *a* Obere Schlundganglien (Gehirnganglien). *b* Untere Schlundganglien (Fussganglien). *c* Kiemen- oder Eingeweideganglien.

Centralisationsgrad ausgedrückt ist. Ein Fehlen der oberen Schlundganglien oder, wie wir dieses Verhältniss besser deuten, eine Vereinigung derselben mit den anderen unterhalb des Schlundes, so dass nur eine einfache Commissurschlinge über den Oesophagus hinweg läuft, ergibt sich bei den schalentragenden *Pteropoden* und erinnert an jene Bildung, die bei *Lamellibranchiaten* gesehen ward. Doch dürfte hierin mehr eine Rückbildung zu erkennen sein, die mit der aus dem Fusse hervorgehenden Flossenbildung zusammenhängt. Von den Ganglienmassen gehen starke Nerven theils zu den Flossen, theils seitlich an den Mantel, sowie auch einige weniger bedeutende Fäden rückwärts an die Eingeweide zu verlaufen scheinen.

Eine andere extreme Bildung, die aus der als typisch aufgeführten hervorgeht, spricht sich durch die Trennung der unteren Ganglien aus, zwischen denen eine verschieden lange Commissur sich entwickelt. Wenn nun in demselben Maasse die seitlichen Commissuren verkürzt werden, so nähern sich die Fussganglien den Gehirnganglien, und können endlich ihnen dicht angelagert sein. Dieses Verhalten ist bei sehr vielen Opisthobranchiaten und Abranchiaten ausgesprochen, doch kann auch hier eine Annäherung der Fussganglien unter sich und an die oberen Ganglien stattfinden, so dass der Schlundring, mit Zurücktreten der Commissurstränge, aus einer zusammenhängenden Ganglienmasse gebildet wird (z. B. Doridopsis). Die einzelnen Ganglien, vornehmlich die oberen, sind immer in mehrfache aus Haufen von Ganglienzellen gebildete Gruppen gesondert, von denen bestimmte Nerven hervorgehen, so dass sie nach dem functionellen Werthe der letzteren bestimmt werden können. So gehen aus dem medianen Ganglienpaare unter andern die Tentakelnerven hervor, und man hat es, um so mehr als es auch durch Grösse sich auszeichnet, als Hirnganglion benannt. Ein hinter diesem gelegenes Ganglienpaar sendet Nerven zu den Kiemen oder zu Visceralganglien, und wird als Kiemenganglion der obern Schlundnervenmasse unterschieden. Dieser Abschnitt ist besonders bei den Opisthobranchiaten entwickelt, und soll das Kiemenganglion vorstellen, welches bei den anderen Cephalophoren wie bei den Lamellibranchiaten nur durch lange Commissuren mit den oberen Schlundganglien in Verbindung steht. Während die Fussganglien in den oben erwähnten Abtheilungen zu den oberen Ganglien emporrücken, bleiben sie bei andern einander genähert, so bei den meisten Prosobranchiaten und bei den Pulmonaten. Ihre Beziehung zum Fusse geben sie durch ihre Lage-

Fig. 140.

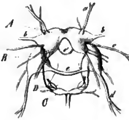


Fig. 140. Centrales Nervensystem einer Aeolidie (Fiona atlantica). *A* Obere Schlundganglienmasse, aus den vorderen oder Cerebral- und hinteren oder sogenannten Branchial-Ganglien bestehend. *B* Fussganglien. *C* Buccalganglien. *D* Gastroösophagealganglien. *a* Nerv zu den oberen (hinteren) Tentakeln. *b* Nerv zu den unteren Tentakeln. *c* Nerv zu den Geschlechtsorganen. *d* Fussnerven. *e* Commissur der Fussganglien. *e'* Commissur der Branchialganglien. (Nach R. Bergh.)

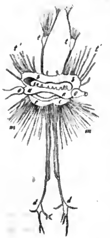
rung bei den Heteropoden zu erkennen, indem sie hier, durch lange Commissuren mit den Gehirnganglien im Zusammenhange, an die Basis der Flosse gerückt sind. Die beide Fussganglien vereinigende Quercommissur (Fig. 140. *e*), welche den Schlundring ventral abschliesst, kann bei dem Aneinanderrücken der beiden Fussganglien sich vervielfältigen, oder es besteht zwischen den Kiemenganglien eine besondere den Oesophagus umgreifende Commissur (Fig. 140. *e'*), wie z. B. bei Aeolidiern.

Fig. 141.



Bezüglich der peripherischen Nerven ist zu bemerken, dass die für die Sinnesorgane bestimmten, zumeist aus den oberen Schlundganglien ihren Ursprung nehmen. Vor Allem entspringen ansehnliche Stämmchen für die Kopftentakel, in denen sie in der Regel eine Ganglienbildung eingehen (Fig. 141. *t*). Auch für Seh- und Hörorgane treten Nerven ab, insofern die Organe nicht unmittelbar den Nervencentren auflagern, oder, wie häufig die Hörorgane, mit den unteren Schlundganglien verbunden sind. Die letzteren versorgen den Fuss, der bei vollständiger Ausbildung zwei starke Stämme (Fig. 141. *n. n*) empfängt. Ausserdem gehen noch Zweige an andere Theile des Hautmuskelschlauchs.

Fig. 142.



Im Anschlusse an die bei den Cephalophoren gegebenen Verhältnisse steht das Nervensystem der *Cephalopoden*. Die centralen Apparate bilden auch hier einen Schlundring, dessen Commissuren jedoch beträchtlich kurz sind, so dass die ganglionären Partien sich dicht aneinander drängen. Die Gesammtmasse des Schlundringes wird zum grössten Theil von der knorpeligen Schädelkapsel aufgenommen, so dass nur der vordere und untere Theil davon unbedeckt bleibt und statt dessen eine besondere Membran als Hülle besitzt. Dieser Verschluss ist unvollständig bei den Tetrabranchiaten, vollständig bei den Dibranchiaten, bei denen die vom Schlundringe entspringenden Nerven durch Löcher im Knorpel ihren Austritt nehmen. Weiter ist der Ring bei Nautilus, enger zusammengerückt sind seine einzelnen Theile bei den Dibranchiaten. Die obere Partie des Schlundringes ist die minder

Fig. 141. Nervensystem von *Aeolidia*. *a* Obere Schlundganglien. *b* Kiemenganglien, zum Theil die unteren Schlundganglien, die (wie in Fig. 140) den oberen direct angefügt sind, verdeckend. *t* Ganglion des Tentakelnerven. *n* Nervenstämme zum Fusse.

Fig. 142. Nervensystem von *Nautilus pompilius*. *a* Obere, *b* untere vordere Ganglien des Schlundrings, *c* untere hintere Ganglien. *d* Eingeweideganglien. *m* Mantelnerven. *t t'* Tentakelnerven. (Nach Owen.)

beträchtliche. Sie wird entweder durch ein quer liegendes Doppelganglion dargestellt (Nautilus, Fig. 142. *a. a*), oder durch mehrere kleine, hinter einander liegende Ganglienmassen (Octopoden). Bei den Decapoden sind diese mehr concentrirt, so dass sie fast wie eine einzige Masse erscheinen. Diese setzt sich, nur eine kleine, zum Durchtritt der Speiseröhre dienende Oeffnung umfassend, seitlich in die untere, beträchtlich grössere fort, an welcher immer mehrere symmetrische Ganglienpartien, mehr oder minder innig mit einander verbunden sind. Vier solche Ganglienmassen, jederseits mit den oberen Ganglien zusammenhängend, sind bei Nautilus vorhanden. Das vordere Paar (*b*) entsendet Nerven zu den Tentakeln (*t'*), auch zu einem Paare Ganglien (*t*), die zu den Lippententakeln Zweige abgeben. Das hintere Ganglienpaar gibt viele Nerven (*m*) zu den grossen Schalenmuskeln, ferner Verbindungen zu den Eingeweideganglien (Kiemenganglien). Bedeutend concentrirt erscheinen diese zwei Paar Ganglien bei den Dibranchiaten, wo zugleich die Verbindung mit den oberen Ganglien so innig wird, dass alle zusammen fast eine einzige Nervenmasse bilden. Die Scheidung der unteren in einen vordern und einen hintern Abschnitt ist aber auch hier noch deutlich, wenn sie auch nicht mehr durch einen Zwischenraum getrennt sind. Von dem hinteren Theile treten ausser Nerven zum Mantel und den zur Verbindung mit den Eingeweideganglien bestimmten Nerven, noch ein Paar Stämmchen nach der Seite zu zwei im Mantel gelagerten Ganglien (G. stellata), von welchen nach allen Seiten Nerven für den Mantel ausstrahlen. Somit werden diese bei den Tetrabranchiaten fehlenden Ganglien von der hinteren Partie der unteren Schlundnervenmasse ersetzt. Die Armnerven entspringen gleich den Tentakelnerven von Nautilus, sie sind nicht selten von ihrem Ursprunge an auf eine Strecke vereinigt, und lösen sich erst dann divergirend ab. Auch die Hörnerven gehen von den unteren Ganglien ab, die Sehnerven dagegen nehmen von den Gehirnganglien ihren Ursprung und jeder bildet dicht hinter dem Auge ein ansehnliches Ganglion.

Für eine genaue Vergleichung der Centralorgane der Cephalopoden mit jenen der Cephalophoren fehlen bis jetzt noch feste Anhaltepuncte, und es ist nur als wahrscheinlich anzuführen, dass die bei den ersteren vorhandene reichlichere Entwickelung der ventralen Ganglien dem primitiven Zustande näher steht, so dass nicht blos die von den Tetrabranchiaten auf die Dibranchiaten sich fortsetzende Erscheinung der Centralisirung der unteren Schlundganglienmassen, sondern auch noch eine das Volum betreffende Reduction dem bei Cephalophoren bestehenden Verhältnisse jener Ganglien zu Grunde liegen wird.

Ueber das Nervensystem der *Lamellibranchiaten* ist von Wichtigkeit: Duvernoy, Mém. sur le système nerveux des Mollusques acéphales (Mém. Acad. des sc. Tome XXIV. Paris 1853). Nicht selten zeichnen sich die Ganglien der Muschelthiere durch eine lebhafte (gelbe) Färbung aus.

Die hinteren Lappen der oberen Schlundganglienmasse bei *Cephalophoren* wird dem oben Angeführten zufolge verschieden aufgefasst, je nachdem ein besonderes Kiemen- oder Visceralganglion vorhanden ist oder nicht. Im letzteren, bei den Branchiaten bestehenden Fall, lässt man (nach Hancock) das Kiemenganglion mit dem obern Schlund-

ganglien (Cerebralganglien) vereinigt sein, weil von jenem Theil Nerven zu den als Kiemen fungirenden Rückenanhängen verlaufen. Insofern diese, wie z. B. die Cirren der Aeolidier, von den Kiemen der Prosobranchiaten ableitbare Gebilde sind (s. unten), und in Anbetracht ihrer grossen Verbreitung über die Rückenfläche des Körpers, ist es möglich, dass das sonst getrennte Visceralganglion hier mit dem obern Schlundganglion sich verbunden hat. Da aber auch bei den Heteropoden ein solcher hinterer Lappen am oberen Schlundganglion (vergl. unten Fig. 146) vorkommt, von dem aus Verbindungsfäden zu einem Visceralganglion laufen, erhebt sich dadurch gegen jene Deutung ein grosses Bedenken, und ich ziehe vor, die Vergleichung der einzelnen Abschnitte des centralen Nervensystems der Cephalophoren als eine ihrer empirischen Unterlage harrende anzusehen.

Ueber das Nervensystem der Cephalophoren vergl. Garner (Transact. Linn. Soc. XVII. 1834). Berthold (A. A. Ph. 1835.) S. 378. Lacaze-Duthiers, (Ann. sc. nat. IV. xii.) Ueber den feinen Bau vergl. Leydig, ferner Walter, Mikroskop. Studien. Bonn 1863 (von Lymnaeus). Die Armnerven der *Cephalopoden* sind vor dem Eintritte in die Arme durch Quercommissuren untereinander verbunden, dadurch entsteht ein alle diese Nerven umfassender Ring. In den Armen theilt sich jeder Nerv in zwei Stämmchen, von denen eines eine Reihe ganglionärer Anschwellungen besitzt. Von diesen entspringen die Nerven der Saugnäpfe. — Dass die Ganglia stellata Differenzirungen der unteren Schlundganglien vorstellen, wird durch einige Thatsachen gestützt, kann aber keineswegs mit Sicherheit hingestellt werden. Die Annahme, dass in ihnen eine neue Einrichtung vorliegt, ist noch nicht abzuweisen. Für ihre Sonderung aus dem hinteren unteren Ganglienpaare der Tetrabranchiaten spricht einmal die Lage der letzteren bei Nautilus, dann auch die bei manchen Dibranchiaten (bei Ommastrephes nach Hancock) die Ganglia stellata verbindende Quercommissur.

Die unteren Schlundganglien der *Cephalopoden* haben nicht minder vielerlei Deutungen erfahren. Den hintern Abschnitt, der bei den Tetrabranchiaten vom vordern deutlich getrennt ist, hat man als Ganglion viscerale bezeichnet, den vordern als Ganglion pedale. Vom hintern gehen aber auch Nerven zum Mantel ab, bei den Tetrabranchiaten sind die nicht zu Eingeweiden verlaufenden Nerven sogar ausserordentlich reich. Sucht man nach einem Grund für die Trennung dieser hintern Ganglien, so gelangt man zu der Vorstellung, dass sie zu dem vorderen Ganglienpaare sich als homodyname Bildungen verhalten, und damit eine Gliederung ausdrücken möchten. Es scheint diese Auffassung dann um so weniger von der Hand zu weisen zu sein, wenn man dabei eine bereits stattgefundene Concentrirung mit in Anschlag bringt, dieselbe Erscheinung, die bei den Dibranchiaten in viel höherem Maasse sich ausdrückt. Auch bei Cephalophoren lassen sich in der unteren Schlundganglienmasse vornehmlich zwei grössere Paare erkennen, die gleichfalls von einander durch eine centrale Lücke getrennt sein können (besonders bei Pulmonaten s. Walter [op. cit.], ferner Lawson [Quarterly Journal of microscop. sc. 1863). Auf diese Verhältnisse sei hingewiesen, wenn sie auch noch viel zu dürftige Thatsachen sind, um eine strenge Vergleichung daranf zu stützen.

Ueber das Nervensystem der Cephalopoden vergl. Garner, Trans. Linn. Soc. XVII. 1834. Ferner A. Hancock, Ann. Mag. N. H. X. 1852, ferner Jules Chéron, Ann. sc. nat. V. v. als umfassendste Arbeit.

Feine Structurverhältnisse des Nervensystems der Cepalopoden beschreiben Owsjannikow und Kowalewsky, Mém. Acad. Impériale de St. Pétersbourg. VII. xi. Nr. 3.

Eingeweidenervensystem.

§ 156.

Die um den Schlund gruppirten Ganglienmassen und die davon ausgehenden Nerven bilden ein Körpernervensystem, mit dem sich ein die Eingeweide versorgendes, besondere Ganglien besitzendes Eingeweidenervensystem auf ähnliche Weise wie bei den Würmern und Arthropoden verbindet.

Bei den *Brachiopoden* werden die mit kleinen Ganglien ausgestatteten Fädchen, welche den Schlund umfassen, hierher zu rechnen sein.

In ausgesprochener Weise tritt es in den Classen der Otocardier auf und lässt hier die schon bei den niedern Typen aufgeführten allgemeinen Verhältnisse wahrnehmen. Wie dort, ist auch hier ein zweifacher Abschnitt vorhanden, nämlich ein vorderer, dessen Verbreitungsbezirk sich auf die Mundorgane und den Anfangstheil des Darmcanals beschränkt; dann ein hinterer, der den übrigen Theil des Nahrungscanals, die Athmungs-, Kreislauf- und auch Genitalorgane mit Nerven versorgt. Beide Abschnitte können mit einander vorkommen; doch ist der hintere am meisten verbreitet. Sie haben ihre Wurzeln im Schlundringe, entweder in den oberen oder in den unteren Ganglien und besitzen Centralorgane in verschieden grossen, den betreffenden Theilen angelagerten Ganglien, die entweder paarig oder unpaarig sind und in letzterem Falle vielleicht immer aus Verschmelzung zweier entstanden.

Der vordere, die Schlundtheile versorgende Abschnitt des sympathischen Systems ist bei den *Lamellibranchiaten* nur durch wenige Nervenfädchen vertreten. Um so entwickelter ist der hintere Theil, dessen centrale Partie von dem grössten Ganglion des gesammten Nervensystems dargestellt wird. Es ist dies der dem hinteren Schliessmuskel angelagerte Nervenknoten (Fig. 139. *c*, Fig. 143. *c*), welcher durch lange und starke Commissuren mit den Gehirnganglien in Verbindung steht. Dieser Umstand, sowie die beträchtliche Grösse des Ganglions hat manche Anatomen veranlasst,

Fig. 143.

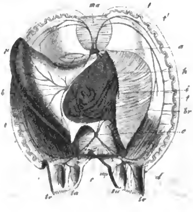


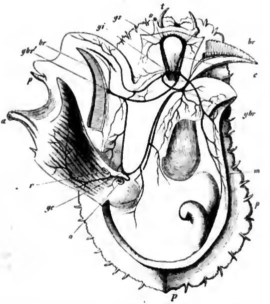
Fig. 143. Nervensystem von *Cytherea Chione*. *a* Obere Schlund- (Gehirn-) Ganglien. *b* Fussganglien. *c* Eingeweide- oder Fussganglion. *d* Ganglieo der Athemröhren (Siphonalganglien). *ma* Vorderer, *mp* hinterer Schliessmuskel der Schale. *p* Fuss. *t* Mantelrand. *t'* Mantelrandnerv. *br* Kieme. *i* Darmcanal. *h* Leber. *r* Enddarm. *tr* Athemsipho. *la* Cloakensipho. (Nach DUVERNOY.)

es dem animalen Systeme einzureihen, während doch gerade die besagte Verbindung, sowie seine Lage es als Homologon eines bei den *Cephalophoren* unzweifelhaft dem Eingeweidenervensystem angehörigen Ganglion erscheinen lässt. Das Ueberwiegen an Grösse über die anderen Ganglien kann hierbei nur ein unwesentlicher Umstand sein, welcher der beträchtlichen Entwickelung der zu versorgenden Theile parallel läuft. Man kann an diesem Ganglion zwei durch kurze Commissuren verbundene Hälften erkennen, die sich verschieden nahe rücken und zuletzt einen einfachen viereckigen Knoten vorstellen, je nachdem auch die beiderseitigen Kiemen dieser Thiere frei oder miteinander verwachsen sind. Es geht schon aus diesem Umstande die Beziehung dieses Ganglions zu den Kiemen hervor; noch deutlicher wird sie aber durch die starken, aus jenem hervortretenden und die Kiemen versorgenden Nervenstämme. Diese Verhältnisse begründen seine Bezeichnung als Ganglion branchiale. Ausser Zweigen zu den benachbarten Partien des Mantels gibt es noch zwei starke Nerven ab, die bei vielen *Lamellibranchiaten* an den Mantelrand verlaufen und dort entweder mit den von den Gehirnganglien ihm entgegenkommenden Nerven verschmelzen oder in eine Plexusbildung übergehen, die sich längs des ganzen Mantelrandes verbreitet. Bei vorhandener Siphonenbildung treten von dem besagten Ganglion starke Nerven zu jenen ab und verzweigen sich nicht nur auf der ganzen Länge der Athmungsröhre, sondern gehen auch noch eine besondere, an der Basis der Röhre gelegene Ganglienbildung ein (Fig. 143. *d*). Solche Siphonalganglien finden sich bei Solen, Mactra, Mya, Lutraria, Cytherea u. a. Bezüglich der vom Branchialganglion zu den äusseren Organen gehenden Nerven ist nur wenig bekannt. Dergleichen sind beobachtet bei Pinna, Anomia, sowie bei Arca und Solen, wo sie entweder vom Ganglion selbst oder von dessen Commissursträngen hervorgehen.

Mit der Entwickelung des Kopftheiles und complicirter Mundorgane tritt bei den *Cephalophoren* der vordere Abschnitt des Eingeweidenervensystems in selbständiger Ausbildung hervor. Nur bei den schalentragenden Pteropoden scheint er rudimentär zu sein. Sonst wird er aus einem oder mehreren Paaren von Ganglien gebildet, die dem Schlundkopf aufgelagert, mit dem oberen Ganglion des Schlundrings in Zusammenhang stehen. Diese Buccalganglien (Fig. 140. *c*) sind in der Regel durch eine ventrale Commissur vereinigt und können auch in ein einziges zusammenfliessen, oder durch mehrfache vertreten sein. Die von diesen entspringenden Nerven versorgen die Mundorgane, treten von da auch auf den Oesophagus, bei den Pulmonaten sogar bis zum Magen. Aehnliches findet sich auch bei Opisthobranchiaten (z. B. bei Doris) vor. — Der hintere Abschnitt des Eingeweidenervensystems weist gleichfalls mehrere Ganglien auf. Bei den Abranchiaten wird er durch feinere Nervengeflechte gebildet, welche am Darmcanal verbreitet sind. Bei den meisten übrigen Cephalophoren liegt ein, zuweilen auch verschmolzenes Ganglienpaar an der Basis der Kiemen und versorgt diese, sowie auch die Eingeweide mit Nervenzweigen. Dieses Ganglion zeigt sich besonders da, wo es durch Commissuren mit den oberen Schlundganglien in Zusammenhang steht, z. A. bei Aplysia, als das Homologon des Branchialganglions der Mu-

schelthiere. Wo es in zwei Ganglien (Fig. 144. *gbr gbr'*) aufgelöst ist, sind diese in Verbindung unter einander und können an der Commissur noch ein drittes verschiedene Organe versorgendes Ganglion (Fig. 144. *gc*) besitzen, wie bei Haliotis, oder es schliessen sich noch mehrere Ganglien daran. Die Verbindung dieser Ganglien mit dem Schlundringe wird dann gewöhnlich von Nerven besorgt, die einem Paare der unteren Ganglien entspringen.

Fig. 144.



Bei Cyclostoma gehen sie aus ungleichen Anschwellungen der seitlichen Commissuren des Schlundrings hervor. Der rechte Nerv verläuft nach der linken Seite und der linke nach rechts, so dass sie unterwegs sich kreuzen. Dieser Verlauf, sowie die ganze Assymetrie der Anordnung dieses Nervensystemabschnittes (Fig. 144) steht mit der assymetrischen Lagerung der Kiemen sowohl, wie auch des Herzens in Zusammenhang.

Unter den *Cephalopoden* scheint den Tetrabranchiaten der vordere Abschnitt des Eingeweidenervensystems als gesonderter Theil zu fehlen, indem die betreffenden Nerven (Fig. 142 *d*) direct aus der Ganglienmasse des

Fig. 144. Nervensystem von *Haliotis*. Das Thier ist nach Entfernen der Schale vom Rucken her geöffnet. *P* Epipodium. *t* Tentakel. *o* Augen. *br* Kieme. *p* Penis. *r* Ausmundung der Niere. *a* After. *or* Geschlechtsoffnung. *m* Mantelrand. *gs* Obere Schlundganglien. *gi* Untere Schlundganglien. *c* Schlundringcommissuren. *gbr gbr'* Kiemenganglion. *gc* Ganglion anale. (Nach Lacaze-Duthiers.)

Schlundrings hervorkommen. — Der hintere, ebenso mächtig entwickelte Abschnitt entspringt mit einem bis zwei starken Stämmen von der hinteren Peripherie der unteren Schlundringmasse. Diese bilden in der Nähe des Herzens ein Ganglion, von dem zwei starke Zweige an die Kiemenherzen treten, um dort wiederum eine Ganglienbildung einzugehen. Ein hieraus entspringendes Nervenstämmchen nimmt unter reichen Verzweigungen längs der Kiemenarterie seinen Verlauf. — Bei den Dibranchiaten wird der vordere Abschnitt aus einem oder zwei oft ansehnlichen Buccalganglien gebildet, die entweder dicht der oberen Nervenmasse sich anlagern (Octopoden), oder entfernter davon dem Pharynx aufliegen und nur durch Nervenstränge mit der oberen Nervenmasse verbunden sind (Loliginen). Damit steht häufig durch seitliche Commissuren noch ein unteres, aber ziemlich grosses Ganglion in Verbindung, welches auch mit der unteren Nervenmasse des Schlundrings communicirt. Von allen diesen Ganglien gehen feine Zweige an die benachbarten Mundtheile, und ein starker, im unteren Buccalknoten wurzelnder Nerv läuft (bei Ommastrephes), in zwei parallele Stämmchen gespalten, längs des Oesophagus zum Magen, um hier ein ansehnliches Ganglion darzustellen, welches auch noch mit der hinteren Abtheilung des sympathischen Systems in Verbindung steht. Die von diesem Magenganglion ausstrahlenden Nerven verlaufen zum Magen, zum Blinddarm und zur Leber.

Die hintere Abtheilung des Eingeweidenervensystems wurzelt im hinteren Theil der unteren Ganglienmasse des Schlundrings, und schickt ausser kleinen Fäden zwei stärkere längs des grossen Venenstammes herab. Diese vereinigen sich entweder hier in ein Ganglion, aus dem neben Verbindungen zum Magenganglion Nerven für die Kiemen abgehen, oder die letzteren gehen unmittelbar aus den unteren Schlundganglien hervor und treten an der Kiemenbasis in Ganglien über (Fig. 142. *d d*), aus denen Nerven längs der Kiemen sich verzweigen. Auch Commissuren zwischen diesen Kiemenganglien kommen vor. Dass in diesem Ganglion die Homologa der Kiemenganglien der übrigen Otocardier zu sehen sind, dürfte zweifellos erscheinen.

Sinnesorgane.

Tast- und Riechorgane.

§ 157.

In dem Verhalten der Sinnesorgane schliessen sich die Mollusken enge an die Würmer an. Den Gefühlssinn treffen wir überall an der Körperoberfläche verbreitet, wo nicht Hartgebilde bestehen, und als anatomische Vorrichtungen zur Wahrnehmung von Gefühlseindrücken trifft man an verschiedenen Körperstellen in verschiedener Vertheilung feine, borstenartige Verlängerungen von Zellen, die wenigstens theilweise im Zusammenhange mit Nerven erkannt sind. Diese Gebilde werden am beständigsten an jenen Körpertheilen getroffen, die speciell als Tastorgane fungiren und,

meist von ansehnlichen Nerven versorgt, als Fortsätze des Integumentes sich darstellen. Nicht alle als »Tentakel« bezeichnete Gebilde fungiren ausschliesslich in jener Weise, bei manchen derartigen Gebilden erscheint die Sinnesfunction als die untergeordnete. Die Arme der *Brachiopoden*, oder vielmehr die diese in einer Doppelreihe besetzenden Fädchen sind hierher zu rechnen. In grosser Verbreitung bietet auch der Mantelrand der *Lamellibranchiaten*, bald in seinem ganzen Umfange, oft in mehreren Reihen angebracht (z. B. bei Mactra, Lima, Pecten u. a.), bald nur auf gewisse Stellen beschränkt solche Tentakelbildungen, die auch nicht selten an den Siphonen vorhanden sind, und in beiden Fällen zur Controlirung der mit dem Wasser in die Mantelhöhle gelangenden Theile verwandt werden. Diese Gebilde zeigen eine beträchtliche Contractilität; vom Randnerven des Mantels erhalten sie Fädchen.

Auch die Fortsatzbildungen am Mantelrande vieler Cephalophoren, sowie nicht minder die Cirren am Rücken der Abranchiaten können als solche Organe thätig sein. Alle diese letzterwähnten Gebilde sind jedoch nur durch ihre Function verwandt, sie gehen aus mannichfachen Anpassungen hervor und sind daher als Objecte der Vergleichung von untergeordneter Bedeutung.

Wichtiger sind jene Organe, die in mehreren Abtheilungen vorkommen, wenn auch nicht immer in den gleichen Formverhältnissen, oder in derselben Function. Das sind die am Kopftheile des Körpers angebrachten Anhänge, die von den Würmern auch in die Arthropoden sich fortsetzen, und ebenso bei den Mollusken noch fortbestehen. Ob das bei den Muschelthieren den Mund seitlich besetzende Lappenpaar hierher gerechnet werden darf, ist zweifelhaft, dagegen finden wir Kopftentakel in fast regelmässiger Verbreitung bei den *Cephalophoren*. Sie sind nur da verkümmert, wo auch der Kopf rudimentär wird (bei den beschalten Pteropoden) und fehlen nur selten vollständig (z. B. bei Chiton). Wie bei vielen Plattwürmern stellen sie im einfachsten Zustande wenig vorragende Hautausbreitungen vor, in andern Fällen dagegen sind sie vollkommen differenzirte Gebilde, die nicht selten, wenn sie in mehrfachen Paaren vorkommen, einen verschiedenen Bau besitzen (Fig. 161. *t*). Die Zahl dieser Fühler ist bei den Opisthobranchiaten sehr verschieden, bei den Prosobranchiaten beschränkt sie sich meist auf zwei. Dieses Verhalten bieten auch die Landpulmonaten, da in jenen Fällen, wo 4 Fühler bestehen, ein zweites Fühlerpaar zum Augenstiele geworden ist. Diese Organe sind entweder nicht mehr contractil als andere Theile des Hautmuskelschlauchs, von dem sie nur besonders entwickelte Theile vorstellen, oder sie bieten in der durch besondere Muskeln bedingten Retractilität eine höhere Differenzirung (Helix, Limax).

Unter den *Cephalopoden* sind die Arme, die wir oben (S. 485) vom Fusse der übrigen Mollusken ableiteten, als Tastapparate anzusehen; das gilt auch für die zahlreich den Mund umstehenden Tentakel der Tetrabranchiaten.

Wenn es nicht sehr schwer ist, den vorhin aufgeführten Organen eine Function in der Wahrnehmung von Tasteindrücken zuzuschreiben, so wird es fast ganz unmöglich, eine Reihe anderer Organe physiologisch zu bestim-

men, die gleichfalls mit dem Integumente verbunden und ebenso Sinnesorgane sind. Es sind grösstentheils Wimpern tragende Stellen, zu denen ein Nerv verläuft, der häufig dort Anschwellungen bildet. Welche Qualität des umgebenden Mediums auf diese Organe erregend wirkt, ist unsicher, und es geschieht nur auf eine sehr entfernte Analogie hin, wenn man sie als Riechorgane auffasst.

An die Nähe der Athmungsorgane sind sie bei den Cephalophoren gebunden, wo ich sie bei Heteropoden und Pteropoden in allgemeiner Verbreitung auffand. Bei den nackten Gattungen dieser Abtheilungen liegt oberflächlich, dicht an den Kiemen ein solches Wimperorgan, welches bei Pneumodermon radförmig gestaltet ist. Die Schalentragenden besitzen es in der Mantelhöhle. Bei den Pteropoden lagert es als eine quere Leiste an dem Theile der Mantelhöhlenspalte, durch welchen das Wasser seinen Weg zu den Kiemen nimmt.

Bei den Opisthobranchiaten soll nach Hancock das hintere Tentakelpaar die Rolle von Riechorganen spielen. Sie zeigen dieser Function gemässe Umgestaltungen höchst variabler Art, wobei eine Oberflächenvergrösserung durch Leisten und mannichfache andere Vorrichtungen erkennbar wird. Ein Wimperbesatz scheint nie zu fehlen. Wenn man beachtet, dass hier die Athmung grösstentheils in Organen vollzogen wird, die dem Rücken der Thiere entspringen, so ist hier die Beziehung der als Riechorgane fungirenden Tentakel eine ähnliche wie jene der vorerwähnten Apparate, und es mag damit auch die weit nach hinten gerückte Stellung dieser Tentakel in Zusammenhang stehen.

Die *Cephalopoden* zeigen Riechorgane in bestimmterer Form. Es sind zwei dicht hinter den Augen liegende Grübchen oder auch flach stehende Papillen, welche mit Wimperhaaren überkleidet sind. Sie werden von einem Nerven versorgt, der neben dem Sehnerven entspringt.

Die Tentakel des Mantelrandes sind unter den Lamellibranchiaten in sehr verschiedenem Maasse entwickelt. Sehr ansehnlich weit vorstreckbar sind sie bei Lepton. Den Unionen kommen nur am hinteren Theile des Mantelrandes kurze Tentakelpapillen zu.

Zu den Tastorganen der *Cephalophoren* müssen noch die Kopflappen gerechnet werden, welche häufig tentakelartig gestaltet sind. Die mächtigste Entfaltung erreicht dieser am Kopfe vorragende Hautsaum bei Thetys, wo er am Rande wieder mit kleinen Fädchen besetzt ist. Uebergänge zu dieser Bildung bieten Plocamophorus und Tritonia dar, besonders erstere, bei der der Kopflappen durch einen Halbkreis von verzweigten Büscheln vorgestellt wird. Die vorderen Tentakel der Opisthobranchiaten scheinen aus demselben Gebilde hervorgegangen zu sein. Das in seinem Baue ausserordentlich mannichfaltige hintere Tentakelpaar derselben Gasteropoden scheint höherer Sinnesfunction zu dienen (siehe unten). Beziehungen der Sehorgane zu den Tentakeln treten bei den Prosobranchiaten vielfältig hervor. Die Augen liegen entweder an der Basis des einzigen Tentakelpaars, oder sie stehen auf kurzen dort vorhandenen Erhebungen. Diese letzteren gewinnen bei andern eine bedeutendere Grösse, und werden mit der Entfaltung der Sehorgane ansehnliche Augenstiele, denen (wie bei Strombus, Pterocera) die Tentakel wie kleine Anhänge aufsitzen. Wenn die Augenstiele getrennt von den Tentakeln sich ausbilden, entsteht das bei den Landpulmonaten gegebene Verhalten. — Unter den

Pteropoden sind Tentakel nur bei den Clioiden vorhanden, bei Chreseis nur kurze Rudimente — Bei Clio findet sich eine Mehrzahl kurzer Kopffühler. Zwei retractile und mit Saugnäpfen besetzte Tentakel trägt Pneumodermon. Inwiefern diese Gebilde mit den Tentakeln der Gasteropoden zusammenzustellen sind, ist nicht ganz klar, dagegen sind die beiden Tentakel der Heteropoden jenen der andern Gasteropoden gleich. Bei den im ausgebildeten Zustande fühlerlosen Pterotracheen kommen wenigstens den Larven Tentakel zu. Diese nehmen immer auf dem Wimpersegel ihren Ursprung, werden daher von den aus Differenzirungen des Kopflappens entstandenen fühlerartigen Gebilden zu trennen sein.

Der nur in einzelnen Fällen erkannte feinere Bau der Fühler weist auf ähnliche Einrichtungen wie bei den Würmern hin. Die Epithelschichte lässt besonders modificirte Theile erkennen. Leydig wies bei Paludina an den Fühlern wimpertragende Höcker nach, und Claparède fand bei allen Süsswasserschnecken über das Integument verbreitete starre Borsten, die vielleicht als »Tastborsten« anzusprechen sind. In grösserer Ausdehnung sind hieher gehörige Gebilde, auch bei Cephalopoden, von Boll aufgefunden worden.

Ein im Trichter der Cephalopoden gelagertes Organ von complicirter histiologischer Structur ist vielleicht gleichfalls den Sinnesorganen beizuzählen. (Vergl. H. Müller, Z. Z. IV. S. 339). Es bildet eine verschieden gestaltete flache Erhebung an der inneren Seite des Trichters. Die weissliche Oberfläche besteht aus Zellen, welche starke lichtbrechende stäbchenförmige Körperchen enthalten, jenen ähnlich, die im Integumente der Würmer vorkommen.

Hörorgane.

§ 158.

Die als Hörorgane bezeichneten Gebilde bestehen in ähnlicher Weise wie bei den Würmern aus Bläschen, in denen feste Concretionen oder auch krystallinische Gebilde (Otolithen) enthalten sind. Zu der Bläschenwand tritt der Nerv, der in den genauer untersuchten Fällen mit einem Theile der die Hörbläschen auskleidenden Zellen in Verbindung stehend sich kundgab.

Den *Brachiopoden* scheinen Hörorgane nur im Larvenstande zuzukommen, wo sie als zwei dem Nervencentrum angelagerte Bläschen erscheinen, die bei festsitzenden Thieren wohl rückgebildet sind.

Die *Lamellibranchiaten* besitzen die von v. Siebold bekannt gemachten Hörbläschen dem Fussganglion angelagert. Das Innere des Bläschens wird von einem Wimperepithel (Fig. 145. *e*) ausgekleidet, und umschliesst einen kugligen Otolithen (*o*). Zuweilen rücken diese Bläschen von den Ganglien ab, und sind nur mit einem Nerven in Zusammenhang, wie bei den Flussmuscheln, oder sie liegen weiter im Fusse z. B. bei Cytherea. — Auch bei den *Cephalophoren* sind diese Hörbläschen überall nachzuweisen, ihre Lagerung ist aber hier sehr verschieden. Sie liegen bald an den oberen, bald an den unteren Schlundganglien. Ersteres ist der Fall bei den Aeolidiern und anderen Abranchiaten, wo der sie versorgende Nerv nach Alder und Hancock von den sogenannten

Fig. 145.



Fig. 145. Hörorgan von *Cyclas* *c* Gehörkapsel. *e* Wimpertragende Epithelzellen. *o* Otolith. (Nach Leydig.)

Cerebralganglien kommt. Auch bei den Heteropoden entspringt der Hörnerv aus den oberen Schlundganglien und bildet für die Hörblase einen langen Stiel. Den Fussganglien angelagert treffen wir die Hörbläschen bei manchen Opisthobranchiaten, z. B. bei Pleurobranchus, ferner bei den nackten Pteropoden, bei allen Prosobranchiaten und Pulmonaten. Mit den Ganglien stehen sie in der Regel durch einen kurzen Stiel in Verbindung. Der letztere kann entweder als Nerv angesehen werden, oder als eine Verlängerung der Hörkapsel gegen das Nervencentrum, namentlich in jenem Falle, wenn (wie bei Neritina) die Höhle des Bläschens sich in den Stiel fortsetzt, so dass sie wie eine vom Ganglion ausgehende Ausstülpung erscheint. Die Verhältnisse der von der Blase umschlossenen Concretionen (Otolithen) sind im Ganzen wechselnder, als in der vorigen Classe; bald sind sie zahlreich vorhanden, durch kleine Stückchen (bis gegen 200) repräsentirt, bald wenig grösser und dann in geringerer Zahl, bald endlich nur von einer einzigen, kugelrunden, concentrisch geschichteten Concretion gebildet, wie bei den Heteropoden (Fig. 146. *a*). Eine Wimperauskleidung der Hörblase scheint regelmässig vorzukommen. Manchmal (bei Heteropoden) sind die Cilien durch starre, nur an der Ursprungsstelle bewegliche Haare vertreten, die um so mehr als Hörhaare bezeichnet werden dürfen, als mit den sie tragenden Zellen Nerven in Zusammenhang zu stehen scheinen. Sie können dann den Hörhaaren anderer Thiere functionell an die Seite gesetzt werden, doch erübrigt noch der allgemeinere Nachweis des Zusammenhanges der Epithelzellen mit dem Nervenapparate, welcher unzweifelhaft vorkommen wird.

In der Form der Hörwerkzeuge der *Cephalopoden* lässt sich eine Fortbildung der einfachen Bläschenform wahrnehmen, zu der noch manche Complicationen treten. Bei Nautilus liegen die beiden Hörbläschen dem Kopfknorpel an. Bei den Dibranchiaten dagegen sind die Bläschen in den Knorpel selbst eingetreten, so dass sie auch nach aussen von demselben umschlossen sind.

Damit ist ein häutiges und ein knorpeliges Labyrinth unterscheidbar, das zu den betreffenden Theilen der Vertebraten ein Analogon abgibt. Die Form der Hörbläschen ist einfacher bei den Octopoden, während sie bei den Decapoden durch Ausbuchtungen und Vorsprünge complicirter erscheint. Zugleich ist die Verbindung mit dem Knorpel inniger, während das Hörbläschen der Octopoden ziemlich lose in seiner Höhle liegt. Der in einer wässerigen Flüssigkeit befindliche Otolith ist verschieden gestaltet, bald flach, bald rundlich. Zahlreiche kleine Otolithen vertreten ihn bei Nautilus, doch kann auch der einfache Otolith der Dibranchiaten in kleinere, nadelförmige Stücke zerfällt werden. Die Endigungen der von den unteren Schlundganglien entspringenden Hörnerven sind an zwei Stellen der Wandung angebracht. Man unterscheidet eine Verdickungsstelle des Epithels als »Hörplatte«, an der die Zellen haarförmige Fortsätze (Hörhaare) aussenden (Sepia), und dann eine meist gebogen verlaufende »Hörleiste«, die ebenfalls modificirtes Epithel trägt.

Mit dem Labyrinthbläschen der Cephalopoden steht ein die Knorpelwand der Kapsel durchsetzender wimpernder Canal in Zusammenhang, der vielleicht für die genetische Auffassung des Organs von grossem Belang ist. Ich

möchte in ihm analog dem Recessus Labyrinthi der Wirbelthiere eine Andeutung der Entstehung des Hörbläschens vom Integumente her erkennen, so dass der Canal, wenn er auch später vielleicht nicht mehr offen ausmündet, eine Zeit lang auch für dieses Sinnesorgan die primitive Verbindung mit dem Integumente ausdrückt. Einige, allerdings noch wenig gesicherte Angaben für das Hörbläschen der Gasteropoden lassen dort einen ähnlichen Zusammenhang vermuthen, doch bedarf es vor Allem auch für die Cephalopoden noch des entwickelungsgeschichtlichen Nachweises.

Die *Otolithen* kommen, soweit bekannt, in der chemischen Zusammensetzung darin überein, dass sie eine organische Grundlage besitzen, die mit Kalksalzen imprägnirt ist. Die letzteren scheinen nicht immer mit der organischen Substanz zugleich aufzutreten, da diese zuerst für sich erscheint (Neritina). Die Form der Otolithen ist nicht immer constant. Durch die Wimperauskleidung des Hörbläschens wird eine zitternde Bewegung der Otolithen hervorgebracht. Bei manchen, z. B. bei Paludina, ward dieses Wimperepithel vermisst, oder kommt nur in früheren Stadien vor. Eigenthümlich sind die Bewegungen der Hörhaare der Heteropoden, indem sie sich abwechselnd aufrichten und wieder legen. Hierin scheint eine weitere Sonderung der bei anderen Cephalophoren gegebenen einfachen Einrichtungen vorzuliegen, die durch die Wimperhaare ausgedrückt sind. Ob ausser den schwingenden Cilien noch andere starre Zellenfortsätze vorkommen, die viel eher in die Kategorie der Endorgane passen als erstere, ist noch nicht ermittelt. — Eigenthümlich sind die von Leydig am Hörbläschen von Paludina beschriebenen Züge von Muskelfasern.

Die Verbindung des Wimpercanals der Cephalopoden mit der Körperoberfläche ist noch nicht erkannt worden; über den Canal s. Kölliker, Entwickel. d. Cephalopoden S. 105. Ferner Owsjannikow und Kowalewsky (op. cit.). Für eine homologe Fortsetzung des Hörbläschens bei Gasteropoden ist die Angabe von Ad. Schmidt (Zeitschr. für die gesammten Naturwissenschaften 1856. S. 403.) von Physa fontinalis u. a. anzuführen, während andere, in neuerer Zeit gleichfalls hieher bezogene Angaben einen stielartigen Fortsatz der Hörbläschen zum Ganglion constatiren, in welchen Fortsatz auch die Wimperauskleidung sich erstreckt (s. Claparède bei Neritina).

Ueber das Hörorgan der Heteropoden s. Leydig (Z. Z. III. 325). Die Hörorgane der Mollusken behandelt Boll (op. cit.). Cephalopoden: Owsjannikow und Kowalewsky (op. cit.).

Sehorgane.

§ 159.

Sehorgane kommen allen freierer Bewegung sich erfreuenden Abtheilungen der Mollusken zu. Sie fehlen den festsitzenden Formen, indem sie, wenn sie auch während des Larvenlebens vorhanden waren, mit dem Uebergange in den festsitzenden Zustand Rückbildungen eingehen. In diesem Falle finden wir die Brachiopoden, welche in der Larvenform in einem dem Nervencentrum aufgelagerten Pigmentfleckenpaar Andeutungen von Augen besitzen. (F. Müller.)

Solche dem Nervencentrum angelagerte und dem Kopfe zugetheilte Gebilde sind bei den *Lamellibranchiaten* gleichfalls nur im Larvenzustande beobachtet, sie sind sogar mit einem lichtbrechenden Körper versehen. (Lovén.)

Später scheinen sie gleichfalls der Rückbildung zu erliegen, so dass den ausgebildeten Thieren diese Organe abgehen. Dagegen kommen bei manchen (Solen, Venus, Mactra u. s. w.) am Ende der Athmungsröhre regelmässig gestellte Pigmentflecke vor, die man eine Zeit lang als Augen ansah, obgleich sie in ihrem Baue keine Beziehungen zu Sehorganen besitzen.

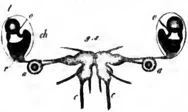
Anders verhält es sich mit den Organen, die meist in hoher Ausbildung am Mantelrande vieler Blattkiemer sitzen, und von besonderen Augenstielen getragen werden (Arca, Pectunculus, Tellina, Pinna u. a.) und bei manchen (Pecten, Spondylus) durch ihren von einem im Augengrunde gelegenen Tapetum herrührenden smaragdgrünen Farbenglanz schon den älteren Forschern (z. B. Poli) aufgefallen waren. Obgleich in dem Baue dieser Augen manches Eigenthümliche besteht, so stimmen sie doch im Wesentlichen mit den Sehorganen anderer Otocardier überein, und es ist vorzüglich die Lagerung, in der sich etwas Abweichendes ausspricht. Die Nerven empfangen sie von den am Mantelrande verlaufenden Stämmchen. In der Ausbildung dieser Organe herrschen manche Verschiedenheiten, und sie können bis auf blosse Pigmentflecke reducirt sein. Auch die Zahl variirt, sie steigt bis gegen 90 am oberen Mantelrande (bei Spondylus). Doch scheinen die bei manchen Gattungen als »Augen« bezeichneten Gebilde blosse Pigmentflecke zu sein. Diese Einrichtung muss von dem bereits im allgemeinen Theile hervorgehobenen Gesichtspuncte aus beurtheilt werden, nach welchem Differenzirungen von Sinnesorganen aus einfachen Nervenendigungen an jeder Stelle des Integumentes möglich sind. Damit erscheinen denn diese Augen des Mantelrandes nur functionell mit den Sehorganen der übrigen Otocardier vergleichbar und morphologisch stellen sie eigenartige Bildungen vor, die wie ähnliche Organe bei den Würmern, aus Anpassung hervorgingen.

Die Augen der *Cephalophoren* wie der *Cephalopoden* sind immer nur zu einem Paare vorhanden und zeichnen den Kopftheil des Thieres aus. Sie sind bei den ersteren häufig durch blosse dem oberen Schlundganglion aufgelagerte Flecke vertreten, und fehlen auch da bei solchen, die eine freie Ortsbewegung verloren haben (z. B. Dentalium, Vermetus). Auch bei Chiton fehlen sie, und den meisten Pteropoden. In der einfachsten Form lagert das Auge unter dem Integumente (z. B. bei vielen Abranchiaten). Bei anderen ist es in den Hautmuskelschlauch eingebettet, und erhält damit eine oberflächliche Lagerung, wodurch zugleich die Bildung eines längern Sehnerven bedingt wird. Die das Auge tragende Körperstelle findet sich dann in der Regel an der Tentakelbasis (Prosobranchiaten, Süsswasserpulmonaten). Sie kann sich zu einem besonderen Augenstiele umbilden, oder es steht das Auge (Strombus, Pterocera), welchem der Tentakel (Fig. 152. *t*) angefügt ist, am Ende eines besondern tentakelartigen Stiels (Ommatophor), hinter den eigentlichen Tentakeln, und kann in diesen Augenstiel zurückgezogen werden. Durch diesen Augenstiel erhält das Auge Beweglichkeit, die bei den Heteropoden dadurch gegeben ist, dass der Augenbulbus von einer weiten Kapsel umschlossen (Fig 146. *o*) und durch Muskeln an jene befestigt wird. Durch die Thätigkeit der letzteren

vermag der Bulbus seine Stellung zu ändern. Die Gestalt des Bulbus ist meist rundlich oder oval, sehr eigenthümlich bei den Heteropoden (Fig. 146).

Bezüglich des Baues des Bulbus ist eine dünne äussere Umhüllung zu nennen, die nach vorne in die vom Integumente gebildete Cornea (Pellucida nach Hensen) übergeht. An dem hinteren Umfange des Bulbus lagert eine ganglionartige Anschwellung (r) des Sehnerven. Nach innen folgt die Netzhaut mit den Endapparaten des Sehnerven, die in einer Stäbchenschichte angebracht, von der äussern Netzhautschichte durch eine Pigmentlage getrennt sind. Eine dicht hinter der Cornea gelagerte und nach hinten von einer Glaskörperschichte umgebene Linse füllt den Binnenraum des Auges.

Fig. 146.



In engem Anschlusse an das Auge der Cephalophoren findet sich das *Cephalopoden*-Auge. Bei Nautilus bildet jeder von einer Art Augenstiel getragene Bulbus eine seitliche Vorragung (s. oben Fig. 135. *o*), die nur bei einigen Dibranchiaten noch angedeutet ist, während der Bulbus bei den meisten von den Seitenrändern und Orbitalfortsätzen des Kopfknorpels eine Stütze empfängt, und dadurch wie in eine Orbitalhöhle sich einlagert. Die Kapsel des Bulbus geht bei Nautilus in den Augenstiel über, bei den Dibranchiaten legt sie sich an die knorpelige Orbita an, und umschliesst da eine Ganglienbildung des Sehnerven (Fig. 147. *go*), die bei Nautilus durch eine in weiterer Ausdehnung den Bulbus überkleidende Schichte vorgestellt wird. Vorne bildet die Augenkapsel einen dünnen als Cornea bezeichneten Ueberzug (c), hinter welchem die lichtbrechenden Medien des Bulbus lagern. Dieser fehlt bei Nautilus, wie auch da eine Linse vermisst wird. Die Augenkapsel setzt sich daher vorne unmittelbar in eine mit dem Integumente des Augenstieles zusammenhängende Membran fort, die eine pupillenartige ins Innere des Bulbus führende Oeffnung trägt (vergl. Fig. 135). Diese directe Communication des Binnenraums des Bulbus mit dem umgebenden Medium ist bei den Dibranchiaten durch das Vorkommen einer Linse (*L*) aufgehoben, da aber der durchscheinende Theil (Cornea) der Augenkapsel bei manchen (Loligopsis, Histioteuthis etc.) ganz fehlt oder von einer Oeffnung durchbrochen ist (Sepia, Loligo, Octopus), wird die vordere Fläche des von der Kapsel umschlossenen Bulbus noch von Wasser bespült. Dieser nach aussen communicirende Raum setzt sich nicht nur durch das Sehloch zur Linse fort, sondern dehnt sich auch in verschiedenem Maasse um den Bulbus. Bei Vielen bildet das Integument nur im Umkreise der Cornea Falten, die als »Augenlieder« bald nur an einer beschränkten Stelle vorkommen, bald im ganzen Umkreise sich

Fig. 146. Obere Schlundganglien und Sinnesorgane von *Pterotrachea*. *gs* Obere Schlundganglien (Gehirn). *c* Commissuren. *o* Augenkapsel mit dem Bulbus. *l* Linse. *ch* Pigmentschichte (Choreoidea). *r* Ganglion-Ausbreitung des Sehnerven. *a* Hörorgan.

erheben, und dann mit Schliessmuskeln ausgestattet zu einem Schutzapparate des Auges werden können.

Was den Bau des Bulbus betrifft, so kann als Grundlage desselben eine knorpelige Kapsel (Fig. 147. *k*) angenommen werden, welche auch in den die Pupille umschliessenden Abschnitt des Bulbus als Irisknorpel fortgesetzt ist (*ik*). Ausserhalb dieses Augenknorpels lagert hinten das Sehnervenganglion, in dessen Umkreis ein bald sehr weit nach vorne ragendes, bald beschränktes weissliches Organ (*w*) angelagert ist. Eine Längsfaserschichte von Muskeln, sowie endlich eine bis zum Pupillenrande sich fortsetzende silberglänzende Membran folgen darauf. Die letztere bildet als Argentea externa (*ae*) den Ueberzug des Bulbus gegen den vorerwähnten Raum. Nach innen von ihr liegt eine zweite ähnliche Membran, die Argentea interna. Am hinteren Umfange der knorpeligen Kapsel (*k*) treten aus dem Ganglion kommende Nervenbündel durch mehrfache Oeffnungen des Knorpels zur Netzhaut, welche nach innen von der Knorpelkapsel sich bis nahe an den Rand eines die Linse tragenden Organes fortsetzt. Sie besteht im Wesentlichen aus denselben Schichten wie die Retina der Cephalophoren, indem sie eine innere (*Ri*) den percipirenden Apparat enthaltende, von einer äusseren (*Re*) durch eine Pigmentlage (*P*) geschiedene Schichte wahrnehmen lässt. Von der Muskelfaserschichte aus setzt sich eine Bindegewebslamelle nach innen zur Linse (*L*) fort, welche sich am Rande der letzteren einsenkt und sie in zwei durchaus getrennte Theile spaltet, einen vordern kleineren und einen hinteren grösseren, beide zusammen einen ovalen Körper vorstellend, dessen Längsaxe der Augenaxe entspricht. Sowohl auf der vorderen als auf der hinteren Fläche jener

Fig. 147.

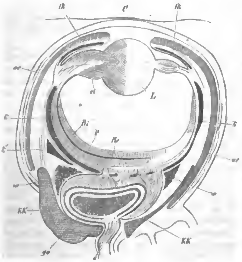


Fig. 147. Horizontalschnitt durch das Auge von *Sepia* (Schema). *KK* Kopfknorpel. *C* Cornea. *L* Linse. *ci* Ciliarkorper der Linse. *R* Innere Schichte der Retina. *Re* Aeussere Schichte der Retina. *P* Pigmentschichte der Retina. *o* Sehnerv. *go* Sehnervenganglion. *k* Augapfelknorpel. *ik* Irisknorpel. *w* Weisser Korper. *ae* Argentea externa. (Nach Hensen.)

Bindegewebslamelle lagern epitheliale Verdickungsschichten, die zusammen ein vom Rand der Linse in letztere umbiegendes Lamellensystem vorstellen und als Ciliarkörper (*ci*) (Corpus epitheliale nach HENSEN) bezeichnet werden. Der Raum hinter der Linse wird von einer Flüssigkeit ausgefüllt.

So bietet das Auge der Mollusken bis zu den Cephalopoden bei manchen wichtigen Verschiedenheiten eine Reihe gemeinsamer Eigenthümlichkeiten, und wenn es bei den Cephalopoden einen Zustand erreicht, der mit dem Wirbelthierauge den Schein der Uebereinstimmung besitzt, so schwindet diese doch fast vollständig bei näherer Untersuchung, und alle Theile des Cephalopodenauges bezeugen die Verschiedenheit der Stämme, denen Mollusken und Wirbelthiere angehören. Das wirklich Gleichartige bietet nur soweit eine Parallele dar, als es durch die Gleichartigkeit der Function bedingt ist.

Das Auge der *Lamellibranchiaten* bietet in seiner entwickelteren Form, z. B. bei Pecten, die Eigenthümlichkeit, dass zwei Nerven getrennt in es eintreten. Der eine davon durchbohrt den Grund der ganz oberflächlich gelagerten Augenkapsel, der andere tritt seitlich ein. Der vordere Raum des Auges wird von einer aus Zellen gebildeten Linse eingenommen, der hintere grössere von der Retina, deren percipirende, aus »Stäbchen« gebildete Schichte im Augengrunde lagert, von einer aussen von Pigment gebildeten glänzenden Tapetumschichte umfasst. Das lichtbrechende Organ lagert also hier unmittelbar dem Nervenapparate auf, und wird, wenn auch äusserlich von dem vorderen Abschnitte der Kapselwand umgeben, von epithelialen Gebilden dargestellt. Dadurch unterscheidet es sich von der Linse des Schneckenauges, die zwar gleichfalls vom Epithel des Leibes her entstanden angegeben wird, allein immer nur aus homogenen Schichten zusammengesetzt erscheint. Eine Zelle, wie sie LEYDIG bei der Bildung der Linse von Paludina beobachtete, mag also hier den Kern für Ablagerungen lichtbrechender Substanzlamellen abgeben, indess bei den Muscheln das Organ durch Vermehrung gleichartig bleibender Zellen gebildet wird. Darin, dass bei der Zusammensetzung der Linse Zellencomplexe betheiligt sind, reihen sich die *Cephalopoden* hier enger an, deren Linse von KÖLLIKER gleichfalls aus der Epidermisschichte entstanden nachgewiesen wurde. Die Zellen selbst lagern jedoch nicht in der Linse, sondern vielmehr im sogenannten Ciliarkörper, und senden von da aus faserartige Verlängerungen in Lamellen vereinigt zu der Linse, um damit in den blättrigen Bau dieses Organs einzugehen. Ob der Mangel einer Linse bei Nautilus nicht auf einem zufälligen Verluste dieses Organs beruht, ist noch nicht ausgemacht. Was die Retina betrifft, so ist dieselbe sowohl bei Cephalophoren als Cephalopoden im Wesentlichen aus den gleichen Schichten gebildet. Bei den Cephalopoden werden deren von HENSEN 7 unterschieden. Die lichtpercipirende oder Stäbchenschichte liegt immer zu innerst im Auge. Die Stäbchen selbst erscheinen als Abscheidungen der darunter liegenden Zellen, die in sie feine haarartige Fortsätze entsenden, und wiederum mit den Ausbreitungen des Sehnerven in Zusammenhang stehen.

Ueber das Auge der Lamellibranchiaten vergl. KROHN, A. A. Ph. 1840, ferner WILL, Fror. n. Not. 1844. Ueber das Schneckenauge BABOUCHIN, S. W. 1865, ferner HENSEN, A. f. Mikr. II. Ueber das Auge der Cephalopoden: KROHN, Nov. Act. A. L. C. XVII. I. und nachträgliche Bemerkungen dazu, ibid. XIX. II. Ueber einen Binnenmuskel des Cephalopodenauges vergl. LANGER, S. W. V. S. 324. Genaueste histiologische Untersuchung von HENSEN, auch mit Berücksichtigung der Augen anderer Otocardier in Z. Z. XV.

Organe der Ernährung.

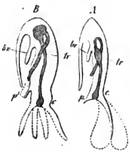
Verdauungsorgane.

Darmcanal.

§ 160.

Die Mollusken haben mit Würmern und Arthropoden die vollständige Trennung der Wandung des Darmcanals von der Körperwand gemein, so dass eine ernährende Flüssigkeit führende Leibeshöhle überall vorkommt, aber die Lagerungsverhältnisse des Darmrohrs in dieser Leibeshöhle bieten abweichende Verhältnisse dar. Der Darmcanal durchzieht nicht mehr den Körper in geradem Verlaufe, so dass das aborale Körperende zugleich das anale ist, sondern bildet meist Schlingen oder bei längerer Ausdehnung Windungen, wobei sein Ende vom aboralen Körperende entfernt liegt. Wenn wir annehmen, dass eine symmetrische Anordnung auch für den Darm das ursprüngliche Verhalten bietet, so dass also jene Lageveränderung der Analöffnung eine nach und nach erworbene ist, so muss dieses Verhalten in einer sehr weit zurückliegenden Periode sich getroffen haben, da es auch ontogenetisch nicht mehr besteht. Das Causalmoment dieser Lageveränderung wird in der allgemein verbreiteten Gehäusebildung gesucht werden müssen. Die Entfaltung des dorsalen Mantels mit der Schale und die assymetrische Ausbildung beider bei den Meisten macht jenen Einfluss ebenso verständlich, als die Thatsache, dass bei symmetrischem Verhalten des Mantels und der Schale die Lagerung des Afters am wenigsten modificirt ist, wie auch immer das Darmrohr in seinem Verlaufe sich verhalten mag. Als Beispiele mögen die Lamellibranchiaten gelten. Beispiele, wo die Analöffnung durch die dorsale Ausdehnung des Körpers der Mundöffnung genähert erscheint, bieten die Cephalopoden und Pteropoden dar. (Vergl. Fig. 148. *A B tr.*)

Fig. 148.



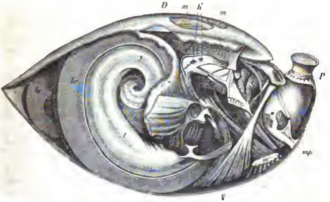
Die Abschnitte des Darmrohrs sind wie in den bereits behandelten Thierstämmen unterscheidbar, und es sind auch bei den Mollusken wieder Anhangsbildungen, die sie auszeichnen und oft zur Grenzbestimmung dienen können.

Bei den *Brachiopoden* beginnt das Darmrohr mit der in der Mantelhöhle zwischen den beiden Armen gelagerten Mundöffnung, von wo es als ein meist kurzer Canal in den erweiterten Mitteldarm steigt, der meist als Magen

Fig. 148. Schematische Darstellung des Verhaltens des Darmcanals *A* bei *Pteropoden* und *B* bei *Cephalopoden*. *c* Kopf mit den aus Modificationen des Fusses hervorgegangenen Flossen bei *A* und Armen bei *B*. *p* Trichter. *br* Kieme. *tr* Darmcanal.

bezeichnet wird. In denselben (Fig. 149. *d'*) münden drüsige Organe ein (*h*). Der hieraus hervorgehende Enddarm verläuft bei den Terebratuliden gegen die sogenannte ventrale Klappe zu in einen zuweilen etwas erweiterten Blindsack (z. B. Rhynchonella), entbehrt somit der Oeffnung nach aussen. Man wird wohl darin eine Rückbildung erkennen dürfen, zumal jener Blindsack

Fig. 149.



zuweilen in ein strangartiges Gebilde sich fortsetzt (Thecidium). Dagegen ist bei den sonst eine tiefere Stufe einnehmenden Ecardines das Darmrohr vollkommen differenzirt, denn es besitzt nicht nur eine rechterseits gelagerte Afteröffnung, sondern ist auch durch bedeutendere Länge ausgezeichnet, indem es mehrfache Windungen vollführt.

Als eine besondere Eigenthümlichkeit ist die Befestigung des Darms zu erwähnen, indem an den Mitteldarm eine zur Körperwand verlaufende Lamelle sich befestigt, — das sogenannte Gastro-Parietalband — durch die zugleich eine Art von Scheidewand in der Leibeshöhle gebildet wird. Ich möchte darin ein Dissepiment erkennen, welches auf die bereits oben mehrfach berührte Metamerenbildung hinweist. Eine andere Verbindung betrifft den Enddarm, der jederseits durch eine andere Lamelle (Ileo-Parietalbänder) befestigt wird. Je weniger derartige Beziehungen des Darmcanals bei den übrigen Mollusken vorkommen, desto mehr verdienen sie unsere Aufmerksamkeit.

Fig. 149. Seitliche Ansicht der Organe eines *Brachiopoden* (Waldheimia australis). *D* Dorsale, *V* ventrale Oberfläche des Thieres. *P* Stiel. *ll* Arme, spiralig eingerollt. *br* Kiemenfäden. *c* Vordere Wand der Eingeweidehöhle. *d* Oesophagus. *d'* Magen. *h'* Einmündungsstellen der Lebercanäle. *h* Leber. *r* Innere mit Querfalten besetzte Oeffnung des rechten Oviductes. Am vorderen Rande desselben bemerkt man eines der beutelförmigen »Herzen«. Von dem linksseitigen Oviducte sind einige der Falten der inneren Oeffnung sichtbar. *e* Grosser Armcanal. Muskeln: *m* Occlusores. (An der dorsalen Oberfläche sind die Ansatzstellen derselben bemerkt). *m'* Divaricator. *m''* Ventraler Adjustor. *m** Ein Theil des ventralen Adjustor. *m*** Theil des dorsalen Adjustors. *mp* Stielmuskel. (Nach A. Hancock.)

§ 161.

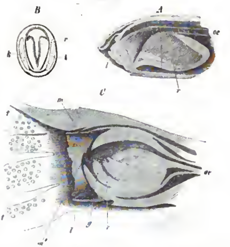
Der Darmcanal der *Otocardier* bietet eine grössere Complicirung theils durch seine accessorischen Organe, theils durch Ausbildung seines vordersten Abschnittes in einen Apparat zur Aufnahme und zur Zerkleinerung der Nahrung. Die Ausbildung des letzteren kommt aber nur den beiden höheren Classen zu und fehlt den *Lamellibranchiaten*. Der Mund liegt hier als eine Querspalte zwischen dem Fusse und dem vordern Schliessmuskel (bei den Dimyariern) und wird von zwei paarigen nur selten fehlenden gelappten Fortsätzen umfasst, die vielleicht zur Zuleitung der Nahrung dienen, wohl auch als Tastorgane fungiren können. Für ersteres macht sie ihr Besatz mit Wimperhaaren besonders geeignet.

Die Mundöffnung führt in ein kurzes Darmstück, die Speiseröhre, die von dem nur als eine erweiterte Stelle des Darmcanals erscheinenden Magen kaum unterschieden werden kann, so dass die Blattkiemer wie durch die rudimentäre Entwickelung eines Kopftheiles auch durch geringe Entfaltung des vordersten Abschnittes des Darmcanals charakterisirt werden. In diesen als Magen bezeichneten Abschnitt münden die Ausführgänge der Leber, er entspricht also dem Mitteldarm der Würmer und Gliederthiere. Bei vielen Blattkiemern ist der Magen an seinem Pylorustheile durch eine blindsackartige, oft beträchtliche und durch eine Klappe verschliessbare Ausstülpung ausgezeichnet. In den Blindsackbildungen, oder, wo solche fehlen, im Darmcanale selbst, wird bei einer grossen Anzahl von Thieren aus der genannten Classe ein eigenthümliches Gebilde getroffen, welches unter dem Namen Krystallstiel bekannt und als eine von dem Darmepithelium gebildete Absonderung zu betrachten ist. Der Enddarm, der bei weitem den grössten Abschnitt des gesammten Tractus bildet, tritt nach einfacher oder mehrfacher Windung gegen den Rücken des Thieres und ist in der Regel von gleichem Durchmesser, doch auch zuweilen in engere und weitere Strecken gesondert, meist dicht zwischen die übrigen Organe (Leber, Geschlechtsdrüsen) des Eingeweidesackes eingebettet. Sein Endstück verläuft unter dem Schlossrande der Schale zum Hintertheile des Körpers und durchbohrt auf diesem Wege bei einer grossen Anzahl von Blattkiemern Herzbeutel und Herz, um dann hinter dem hinteren Schliessmuskel auf einer verschieden langen, frei in die Mantelhöhle ragenden Papille sich zu öffnen (Fig. 143. *r*).

Bei den *Cephalophoren* wie *Cephalopoden* ist mit der Entwickelung des Kopfes zugleich der vorderste Theil des Darmcanals bedeutend differenzirt, indem hier ein als Schlundkopf (auch als »Buccalmasse«) bezeichneter Abschnitt besteht, in welchem die zur Aufnahme und Verkleinerung der Nahrung dienenden Apparate ihre Lagerung haben und durch Muskeln in Bewegung gesetzt werden. Die bei diesen Organen vorhandenen Hartgebilde sind sämmtlich Abscheidungen von Zellen und damit den Cuticularbildungen anzureihen. Die sie zusammensetzende Substanz ist dem Chitin nahe verwandt. Dieser Apparate lassen sich dreierlei in bald vereinigtem, bald getrenntem Vorkommen, unterscheiden.

1) Es bestehen senkrecht auf einander wirkende Kiefer, die bei den *Cephalophoren* meist durch ein bogenförmiges, zierlich ausgeschweiftes, häufig am Rande gezähneltes Stück vorgestellt werden. Dieser unpaare, besonders bei den pflanzenfressenden Landgasteropoden entwickelte Kiefer lagert der oberen Schlundwand an und kann beim Fressen mehr oder minder weit nach vorne bewegt werden. Ein unteres Stück fehlt. Dagegen treffen wir die beiden Stücke bei den *Cephalopoden* in beträchtlicher Ausbildung. Sie erscheinen als zwei starke, einem Papageischnabel vergleichbare Stücke (Fig. 150. *C*), welche mit scharfen Rändern versehen sind, und von denen das untere (*m'*) über das obere (*m*) hinweggreift. Beide Kiefer sind vorne an der Mundöffnung gelegen und werden nur an ihrer Wurzel von den weichen Lippenrändern bedeckt.

Fig. 150.



2) Es finden sich horizontal gegen einander gerichtete, also seitlich an der Schlundwand angebrachte Kieferbildungen, welche aus festen Abscheidungen bestehen und bald nur plattenartig gestaltet erscheinen (Heteropoden, Paludina), bald mit scharfen Rändern ausgestattet oder auch in Spitzen ausgezogen (z. B. bei Dolium) und somit den Kiefern der Ringelwürmer an die Seite zu stellen sind; sie haben ihre grösste Entwickelung bei den fleischfressenden Gymnobranchiaten und bei den Prosobranchiaten. Indem diese beiden Kiefer oben einander sich nähern (Marsenia), können sie einen Uebergang zu der bei den Lungenschnecken bestehenden unpaaren Kieferform vorstellen.

3) Es besteht ein unpaares, von der unteren Wand des Schlundkopfes in die Schlundhöhle ragendes Organ. Ein innerer Stützapparat des Organs wird von einigen Knorpelstücken (Fig. 150. *B k*) gebildet, deren schon oben bei dem inneren Skelete gedacht worden ist. Auf seiner Oberfläche liegt eine derbe Platte (*A. r B. r*), auf der sich rückwärts gerichtete und in Querreihen angeordnete Zähnchen erheben, die Reibplatte (Radula). Die Anordnung

Fig. 150. *A* Schlundkopf eines Gasteropoden (*Pleurobranchus*); senkrechter Längsdurchschnitt. *B* Querschnitt von demselben an der in *A* durch eine senkrechte Linie angedeuteten Stelle. *oe* Oesophagus. *l* Lippe. *r* Reibplatte. *k* Knorpel. *C* Schlundkopf eines Cephalopoden (*Loligo*), senkrechter Längsschnitt. *t* Arme. *m* Oberes, *m'* unteres Kieferstück. *l* Lippe. *g* Zunge. *r* Reibplatte. *oe* Oesophagus.

dieser Zähnchen oder Häkchen (Fig. 151. *a b c d*), ihre Form und ihre Zahlenverhältnisse sind ausserordentlich mannichfaltig und wechseln nicht allein nach den grösseren Abtheilungen, sondern auch nach den Ordnungen, Familien, bis auf die Arten herab, doch so, dass die Verwandtschaftsverhältnisse auch in der Bildung dieser Theile ausgesprochen sind. In der Regel ist eine mediane Längsreihe (*a*) vorhanden, an welche sich seitliche Zähnchen (*bcd*) symmetrisch anschliessen. Das aus der Summe dieser Häkchen gebildete Organ fungirt vorzüglich bei dem Einziehen der Nahrungsstoffe. Die Ausdehnung der Radula ist oft beträchtlich. Sie ragt bei manchen (Turbo, Patella) in einen besonderen, als Ausstülpung des Schlundes erscheinenden Sack gehüllt, bis in die Leibeshöhle und kann dann sogar die Länge des Körpers übertreffen. Dieser Sack stellt die stark entwickelte Radulascheide vor, die auch sonst, wenn auch nur von geringerer Länge vorkommt. Bei den *Pteropoden* ist diese Reibplatte wenig ausgebildet. Bei den *Gasteropoden* ist sie bald mehr in die Breite, bald mehr in die Länge gedehnt, und bei *Heteropoden* zeigt sie insofern eine höhere Bildungsstufe, als die äusseren der in Querreihen angeordneten Häkchen nicht allein von beträchtlicher Länge, sondern auch beweglich eingelenkt sind. Sie können so beim Hervorstrecken der Reibplatte sich aufrichten, um beim Zurückziehen, sich zangenartig zusammenschlagend, als Greiforgane zu wirken. Auch bei den *Cephalopoden* wird Wulst nebst Reibplatte (Fig. 150. *C r*) angetroffen und letztere zeigt hier wiederum zahlreiche, in Reihen stehende und rückwärts gerichtete Zähnchen. —

Aus dem Schlundkopf erstreckt sich bei den Cephalophoren ein fast immer beträchtlich langer Munddarm nach hinten und bildet an seinem ersten Abschnitte eine lange Speiseröhre, und darauf einen weiteren Abschnitt, den

Fig. 151.

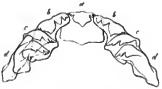


Fig. 152.

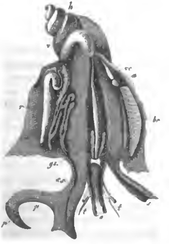


Fig. 151. Eine Reihe Zähnchen von der Reibplatte von *Littorina littorea*. *a* Mittlere, *b c d* seitliche Zähnchen. (Nach GRAY.)

Fig. 152. Anatomie von *Strombus lambis*. Kiemenhöhle und Eingeweidesack vom Rücken geöffnet. *o* Mund. *t* Tentakeln. *gs* Speicheldrüsen. *v* Magen. *h* Leber. *r* Enddarm. *br* Kieme. *a* Vorhof. *vc* Herzkammer. *ss* Samenrinne. *p* Penis. *s* Athemröhre. (Nach QUOY und GAIMARD.)

Magen, von welchem der Mitteldarm häufig in Form einer einfachen Schlinge den Eingeweidesack durchsetzend, zu dem meist nicht scharf abgesetzten Endstücke verläuft. Die Afteröffnung findet sich bei den meisten Prosobranchiaten und Pulmonaten in der Mantelhöhle nahe an den Athmungsorganen. Bei den Opisthobranchiaten dagegen, ebenso bei den Abranchiaten in der Regel auf der Mitte des Rückens.

Obwohl diese Form des Darmcanals die verbreitetste ist, so ergeben sich doch von den zahlreichen Modificationen manche, welche auf tiefer eingreifenden Abänderungen zu beruhen scheinen. Von den geringeren Modificationen können folgende Differenzirungen hervorgehoben werden: Erweiterungen einzelner Abschnitte der Speiseröhre führen zur Bildung eines besonderen als Kropf fungirenden Stückes. Dieser besteht entweder aus einem spindelförmigen Abschnitte, der wie bei den Heteropoden eine ansehnliche Länge besitzen kann, und auch bei vielen Prosobranchiaten und Pulmonaten in dieser Form auftritt, oder er wird durch eine einseitige Ausbuchtung gebildet, so dass er als ein blindsackartiger Anhang erscheint (Lymnaeus, Planorbis, Buccinum).

Modificationen ergeben sich nicht minder an dem in einen meist erweiterten Abschnitt umgebildeten Mitteldarm, sowohl was seine Gestalt betrifft, als auch hinsichtlich seiner Differenzirung in einzelne Theile. Häufig sind es Abschnitte des Munddarms, die als »Magen« bezeichnet werden. Wenig ausgezeichnet erscheint derselbe bei den Pulmonaten. Bei andern kommt es zur Bildung eines Magenblindsackes, wobei dann Cardia und Pylorus einander sich nähern und dieses ist die häufigere Form.

Durch Theilung kann der Magen in mehrere Abschnitte zerfallen. So wird Cardial- und Pylorusabschnitt durch eine in den Magen vorspringende Längsfalte bei Littorina geschieden, und beide Abschnitte gehen dann im Grunde des Magens in einander über. Durch quere Einschnürungen entstehen hinter einander gelegene Magenabtheilungen, wie solche z. B. bei Aplysia sehr deutlich ausgebildet sind. Die Bedeutung der einzelnen Abschnitte ergibt sich durch verschiedene vom Epithel erzeugte Cuticularbildungen als eine mannichfache. So finden wir bei Aplysia einen Abschnitt mit pyramidal geformten Stücken von knorpelartiger Härte besetzt, einen anderen mit festen Hornhäkchen ausgestattet. Solche Hakenbildungen finden sich auch im einfachen Magen von Tritonia, ein breiter Gürtel scharfeckiger Platten in jenem von Scyllaea, sowie feste Reibplatten auch im Magen der mit rudimentären Mundtheilen versehenen *Pteropoden* vorhanden sind.

Von Eigenthümlichkeiten des übrigen Darmrohrs ist eine dem Enddarm häufig zukommende Erweiterung anzuführen. Bedeutendere Modificationen erleidet der ganze Darm bei den Aeolidiern, wo er in demselben Maasse Rückbildungen erfährt, als die Leber in seine Function übertritt und damit die bedeutende Verkürzung compensirt.

Bei den *Cephalopoden* geht aus dem Schlundkopf (Fig. 159. *ph*) eine enge Speiseröhre hervor, die nach Durchtritt durch den Kopfknorpel entweder gleichmässig zum Magen herabläuft (Loliginen), oder auf ihrem Wege

noch mit einer oft ansehnlichen kropfartigen Erweiterung versehen ist. (Octopoden, Nautilus). Der Magen (Fig. 153. *v*) ist oval oder rundlich, meist von beträchtlicher Weite und besonders bei Nautilus, aber auch bei Octopus, mit starken Muskelwänden versehen. Auf jeder der beiden Seiten findet sich eine radiär verlaufende Muskelschichte, in deren Mitte eine besonders bei Nautilus bemerkliche, sehnige Platte angebracht ist, ähnlich der Magenbildung der Vögel, mit der auch die dicke Cuticularschichte des Epithels Aehnlichkeit hat.

Der neben der Cardia gelegene Pylorus führt in den gleich an seinem Beginne mit einer blinddarmartigen Ausstülpung versehenen Mitteldarm, der anfänglich auf seiner Innenfläche gleichfalls noch Längsfaltung zeigt und sich meist in geradem Verlaufe (wenig gewunden ist er nur bei Nautilus und den Octopoden) nach vorne wendet (Fig. 153. *i*), um im Anfange des Trichters sich nach aussen zu öffnen. Um die Afterbildung sind bei vielen *Cephalopoden* zwei bis drei Klappen oder doch klappenähnliche Vorsprünge, durch entwickelte Muskulatur ausgezeichnet, vorhanden. Sehr breit und dreieckig gestaltet sind diese Analklappen bei Sepiotenthis; fadenartig, wie Tentakel geformt, erscheinen sie bei Loligopsis. — Die vorhin erwähnten Blindsackbildungen (Fig. 153. *c*) am Beginne des Darmes bieten sowohl in ihrer äusseren Form, als auch in der Beschaffenheit der Innenfläche verschiedene Verhältnisse dar. Von manchen Autoren ward dieser Blinddarm als ein zweiter Magen angesehen. Was seine Form angeht, so ist er entweder rundlich (Nautilus, Rossia, Loligopsis), oder in die Länge gedehnt und dann oft spiralig gewunden; so bei Sepia, Octopus. Bei grösserer Länge kommen mehrere Spiralwindungen zu Stande (Fig. 153. *e e*), so dass er dem Gehäuse einer Schnecke ähnlich erscheint (Loligo sagittata). Seine Innenfläche zeigt bald blätterartig angeordnete Vorsprünge (Nautilus), oder auch circuläre Faltenbildungen, die der Spiralform folgen. Zwei der grössten Falten nehmen die Ausführgänge der Leber auf und sind besonders gegen den Darm hin beträchtlich ausgebildet, so dass sie gegen diesen einen klappenartigen Verschluss herstellen können. Die Bedeutung dieses Blinddarmes ist wenig bestimmt, und nur so viel scheint sicher, dass er an der Aufnahme von Nahrungsstoffen sich nicht betheiligt, sondern nur eine secretorische Rolle spielt, wie er denn auch bei einigen, wie z. B. bei Loligo vulgaris der Falten entbehrt und in seinen Wandungen reichliche Drüsen birgt.

Fig. 153.



Fig. 153. Verdauungsapparat von *Loligo sagittata*. *oe* Speiseröhre. *v* Der Magen, der Länge nach geöffnet. *x* Eine durch den Pylorus hindurchgeführte Sonde. *c* Anfang des Blinddarms. *e e* Spiraliger Theil desselben. *i* Enddarm *a* Tintenbeutel. *b* Einmündung desselben in das Rectum. (Nach Hom.)

Die beiden Mundlappenpaare der *Lamellibranchiaten* zeigen beträchtliche Verschiedenheiten in Ausdehnung, wie auch in Lagerung zu den Lippen des Mundes. Je nach der Länge des Darmes sind die Windungen, die derselbe bildet, verschieden zahlreich. Am reichsten erscheinen sie bei Cardium, wo sie in eine Spirale zusammengelegt sind. Durch eine ansehnliche, neben dem Magen vom Oesophagus entspringende Blindsackbildung zeichnet sich Teredo aus.

Der Krystallstiel, mit Ausnahme von Ostrea, Pecten, Spondylus, Malleus u. a., bei einer grossen Anzahl von Arten aus anderen Gattungen, jedoch da nicht zu allen Zeiten angetroffen, besteht aus einem cylindrischen, stabförmigen, verschieden harten Körper, der eine lamellöse Schichtung aufweist, und bald durchsichtig, glashell, bald durch Kalkeinlagerungen weisslich getrübt sich darstellt. Durch das Zerfallen der homogenen Schichten entstehen verschieden geformte Theilchen, die immer die erfolgende Auflösung dieses Ausscheideproductes anzeigen, sowie das ganze Gebilde eine gewisse Periodicität in seinem Auftreten und Verschwinden nicht verkennen lasst. Die bis jetzt noch nicht festgestellte physiologische Bedeutung dieses Gebildes dürfte vorzüglich in den Ernährungsverhältnissen der betreffenden Individuen zu suchen sein.

Der Schlundkopf der *Cephalophoren* ist bei vielen vorstreckbar, z. B. bei den Heteropoden, unter den Pteropoden bei Pneumodermon. Dieses Verhalten zeigt sich bei andern in eine Rüsselbildung fortgesetzt, die durch eine besondere Muskulatur zurückgezogen werden kann, indess das Organ bei Turgescenz mittelst des Blutes sich hervorstreckt. Es findet sich bei den meisten Prosobranchiaten, am ansehnlichsten bei Mitra, Dolium, Cassis etc. entwickelt. Die Radula der Schnecken ist in neuerer Zeit Gegenstand zahlreicher Untersuchungen geworden. Aus dem Baue der Radula ergeben sich scharfe Unterscheidungscharaktere für einzelne Gruppen, so dass man dieses Organ für die Systematik verwerthet hat. Vergl. darüber vorzüglich Lovén in Oefversigt af Kongl. Vetensk. Acad. Förhandlinger. Stockholm 1847; ferner Troschel, das Gebiss der Schnecken, Berlin 1856—68. Die Bildung der Radula geht in der als Radulascheide bezeichneten sackförmigen Ausbuchtung der Schlundkopfhöhle vor sich, und zwar wird sie hier von zwei einander gegenüberstehenden Flächen zugleich abgeschieden. Auf der einen bildet sich die Cuticular-Membran, auf der die Häkchen sich erheben, indess die letztern von der andern Fläche aus differenzirt werden. Vergl. Kölliker (Würzb. Verhandl. VIII. S. 44). Ein eigenthümlicher, mit der Kieferbildung zusammenhängender Apparat findet sich bei Pneumodermon. Von dem hinteren Ende der Reibplatte erstrecken sich einige Zähnchenreihen jederseits auf die Innenwand eines Schlauches, der seitlich hervorgestülpt werden kann und dann ähnlich dem Rüssel eines Tetrarhynchus mit Häkchen besetzt erscheint.

Wie bei den Lamellibranchiaten bietet auch bei den Cephalophoren der Mittel- und Enddarm mannichfache Differenzen in der Länge, die als Adaptationszustände an die Nahrung beurtheilt werden müssen. Im Allgemeinen zeigt der Darmcanal der fleischfressenden Cephalophoren (z. B. von Murex, Triton, Buccinum etc.) eine geringere Länge dar, als jener von Pflanzenfressern (wie Turbo, Nerita, Haliotis etc.), bei welchen er sogar in vielfachen Windungen vorkommen kann (Patella).

Mit der Analöffnung mancher Gasteropoden sind besondere Drüsenorgane verbunden, von denen nicht sicher ist, ob sie dem Enddarm angehören und damit als Anhangsdrüsen desselben bezeichnet werden dürfen oder nicht. Eine solche traubig verästelte Analdrüse läuft bei Purpura und Murex längs des Enddarms und mündet im Schlitz der Afteröffnung aus. (Lacaze-Duthiers). Sowohl die morphologischen als die physiologischen Beziehungen des Organs sind unbekannt.

Anhangsorgane des Darmcanals.

1) Anhangsorgane des Munddarms.

§ 162.

Von den mit dem Darmcanal verbundenen Drüsenorganen finden sich Speicheldrüsen nur bei *Cephalophoren* und *Cephalopoden* verbreitet, so dass ein Zusammenhang dieser Gebilde mit der Entwickelung der Mundorgane erkannt werden kann. Bei den ersteren fehlen sie in der Abtheilung der Pteropoden. Wo sie vorkommen, sind sie bei den Cephalophoren stets an beiden Seiten des Munddarms gelagert und münden in den Pharynx aus. Sie erscheinen bald als kurze Blindschläuche, an denen kaum ein Ausführgang unterschieden werden kann, bald ist das Ende etwas angeschwollen. Solche kurze Speicheldrüsen besitzen die Pteropoden, ferner die Abranchiaten, bei denen die Drüsen sogar in der Masse des Schlundkopfs verborgen sein können. In weiterer Entwickelung verlängert sich der Ausführgang, so dass der secernirende Abschnitt weiter nach hinten zu liegen kommt, und da bald dem Oesophagus bald auch dem Magen angelagert ist. Die Drüsen bilden dann rundliche, längliche, meist abgeplattete Schläuche (Pulmonaten, Prosobranchiaten), die sogar wieder in einzelne Abschnitte zerfallen können (Cassis, Dolium), oder auch als ramificirte Organe erscheinen (wie die dem Magen aufliegenden Drüsen von Pleurobranchus). Nicht selten finden sich auch doppelte Paare, von denen entweder die Ausführgänge immer getrennt erscheinen, oder jene des hinteren Paares sich mit einander vereinigen. Auch bei nur einem vorhandenen Paare ist oft die Verschmelzung in eine einzige Masse zu beobachten, wobei dann die Duplicität durch die Ausführgänge bestimmt wird. Doch scheinen mancherlei andere Organe bei den sogenannten unpaarigen Speicheldrüsen mit eingerechnet zu sein, und es bedarf zur Feststellung dieser Thatsachen noch genauer histiologischer Untersuchung. Auch hinsichtlich der functionellen Beziehungen aller dieser Organe ist noch keineswegs ein Einblick in die Natur derselben gewonnen, wie aus den Eigenthümlichkeiten hervorgeht, welche das Secret dieser Drüsen bei Einigen besitzt.

Doppelte Speicheldrüsen, ein vorderes und ein hinteres Paar, sind bei den *Cephalopoden* verbreitet. Die hinteren liegen seitlich vom Oesophagus, hinter dessen Durchtritt durch den Kopfknorpel. Sie sind entweder glatt oder gelappt und lassen ihre Ausführgänge in der Regel innerhalb des Kopfknorpels zu einem einzigen Gange sich vereinigen, der vor dem Zungenwulste in die Schlundhöhle einmündet (Fig. 159. *gls i*). Bei Octopus, Eledone und anderen sind ausser den hinteren noch zwei vordere als kurze, dicht hinter dem Pharynx liegende Drüsenmassen vorhanden, aus denen ein die Pharynxwand durchbohrender Ausführgang hervorgeht (Fig. 159. *gls s*), der sich vor der Ausmündung mit dem der andern Seite vereinigt. Bei Nautilus fehlen die hintern Drüsen vollständig, dagegen werden die vordern durch eine noch innerhalb des Schlundkopfs gelegene paarige Drüsenmasse ersetzt.

Wie das Darmrohr selbst, so sind auch die Speicheldrüsen durch Anpassungen vielfach und selbst bei Verwandten sehr verschiedenartig modificirt. Von den als unpaaren Speicheldrüsen aufgeführten Organen bietet Pleurobranchea und Umbrella eine mächtig entwickelte, aus vielen verzweigten Schläuchen bestehende Drüse dar, die den übrigen Eingeweiden auf der Bauchfläche anliegt. Der Ausführgang tritt über den Pharynx empor, um dort dorsal auszumünden.

Von den in zwei Abschnitte geschiedenen Speicheldrüsen ist der hintere (bei Dolium) der grössere, und in seinem Baue vom vorderen so abweichend, dass man ihn eher für einen Secretbehälter als für den secretorischen Apparat selbst nehmen könnte. Das Secret dieser Drüsen ist bei Dolium, Cassis, Cassidaria, Tritonium durch das Vorkommen von freier Schwefelsäure ausgezeichnet. (Vergl. TROSCHEL, Berl. Monatsber. 1854. S. 486, ferner PANCERI, Rendiconto della R. Accad. della Sc. Fisiche di Napoli 1868.)

Doppelte Speicheldrüsen besitzen Janthina, Littorina, Pleurobranchea. Bei letzterer Gattung ist das hintere Paar vereinigt. Das einzige Drüsenpaar ist bei Arten der Gattung Doris gleichfalls häufig verschmolzen. Bei verschiedenen Murexarten sind auch die Ausführgänge, wenn auch nur theilweise, vereinigt, und eine einzige Speicheldrüse mit einfachem Ausführgange ist bei Terebra beobachtet. — Einfache oder doppelte, wie Ausstülpungen des Schlundes erscheinende Schläuche von drüsiger Natur kommen mehreren Kammkiemern (Murex, Buccinum) zu.

2) Anhangsorgane des Mitteldarms.

§ 163.

Die am Mitteldarm differenzirten Anhangsgebilde sind bei den Mollusken in allgemeiner Verbreitung zu treffen und können als »Leber« angesprochen werden.

Die Leber der *Brachiopoden* erscheint in Form verästelter Schläuche, die bei den Angellosen bald mit vielen Mündungen (Crania), bald in mehrere (4) Ausführgänge vereint (Lingula) in die als Magen bezeichnete Darmerweiterung oder auch hinter derselben einmünden, indess sie bei den Angelschaligen mächtiger entwickelt auf zwei seitliche Drüsengruppen vertheilt sind. Diese umgeben den Magen und münden von jeder Seite meist mit mehreren Ausführgängen in diesen ein.

Als ein den Magen und einen grossen Theil des übrigen Darmes umgebendes Organ tritt die Leber der *Lamellibranchiaten* auf. Sie bildet zahlreiche in grössere Lappen vereinigte Acini die an verschiedenen Stellen, theils in den Magen, theils in den folgenden Darmabschnitt ausmünden.

Eine nicht minder ansehnlich entwickelte Drüse stellt sie bei den *Cephalophoren* vor. Bei den beschalten Gasteropoden nimmt sie den grössten Theil des im Gehäuse geborgenen Eingeweidesackes ein. Sie ist immer aus mehreren grössern Lappen zusammengesetzt und umlagert den Darm auf verschieden langen Strecken. Die aus den Lappen hervortretenden Gallengänge münden bald getrennt, bald vereinigt in den Anfang des Mitteldarms, zuweilen auch in die Magenerweiterung ein.

Die Zahl der gesonderten Leberpartien, sowie ihre relative Grösse ist sehr verschieden. Doch lässt sich im Allgemeinen bei einer Vergrösserung der Lebermasse auch die mehr einheitliche Bildung des Leberorgans erkennen, indessen die einzelnen Lappen um so kleiner sind, je zahlreicher sie

vorkommen. Bei den *Pteropoden* löst sich das Leberorgan in eine grosse Anzahl kleiner Blindschläuche auf. Solche sitzen bei Pneumodermen in verästelten Gruppen dicht beisammen und die weiten Mündungen ihrer Ausführgänge durchbohren fast siebförmig die Magenwand. Einfachere Acini besetzen einen Abschnitt des Darmes der übrigen Pteropoden und bilden eine dicht geschlossene Masse, welche vom Darme gleichsam durchbohrt wird (Fig. 163. *h*). —

Dieses Verhältniss der Vertheilung der Leber auf einen grösseren Abschnitt des Darmcanals führt bei Gymnobranchiaten zu Veränderungen im Innern jenes Darmstückes (des Magens). Indem die Ausführgänge der einzelnen Leberlappen sich erweitern, bilden sie Ausbuchtungen des Magens und es entsteht an der Innenfläche des letzteren bei einer grösseren Anzahl von Leberschläuchen ein reticuläres Aussehen (Doris, Doridopsis). Durch diesen Uebergang der Ausführgänge der Leber zum Darmlumen verhält sich der drüsige Theil der Leber wie ein Beleg jener unregelmässigen Ausbuchtungen.

Aus diesem Verhalten geht der oben (S. 525) berührte Zustand des Verdauungsapparates der Aeolidier u. a. hervor, und die Leber erscheint in Gestalt von weiten blind geendigten Anhängen, die von dem als Magen bezeichneten Mitteldarm (Fig. 154. 155. *m*) entspringen. Diese Verbindung ist entweder eine unmittelbare (Fig. 154), indem die Anhänge direct in den Mitteldarm münden, oder sie ist mittelbar, wenn nämlich noch weite Ausbuchtungen des Mitteldarms vorkommen (Fig. 155), die übrigens gleichfalls aus Umbildungen eines Abschnittes der Leber hervorgegangen sein können. Diese Anhänge durchsetzen die Leibeshöhle und dringen beim Bestehen von Rückencirren in diese mit blinden Endigungen ein. Je nach der Anzahl dieser Anhänge bilden jene Fortsätze mehr oder minder reiche Verästelungen (Fig. 154), welche sogar unter einander anastomosiren können. Sowie die Zahl und die allgemeine Gestaltung dieser Anhänge des Darmcanals wechselt, so sind auch ihre Dimensionen verschieden, so dass sie bald nur wie Ausstülpungen des Darmes sich darstellen und, durch weite Oeffnungen mit letzterem in Communication, auch Speisemassen aufzunehmen im Stande sind, bald nur als enge Canäle erscheinen, die an der Nahrungsaufnahme sich nicht direct betheiligen. Zwischen diesen Extremen finden sich Uebergangsformen vor. Für die Auffassung dieser Darmbildung erscheint ein nie fehlender drüsiger Beleg von grosser Wichtigkeit. Die ganze Reihe der Verästelungen zeigt sich schon durch ihr Colorit von dem übrigen Darme verschieden, und die feinere Structur der Wandungen jener Canäle, mögen sie weit oder enge sein, lässt

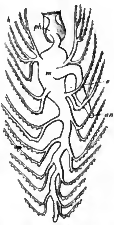
Fig. 154.



Fig. 154. Junge *Aeolidie*, Verdauungsapparat. *g.s.* Obere Schlundganglien. *a* Augen *o* Hörbläschen. *m* Mitteldarm. *an* After. *t* Tentakel.

eine Uebereinstimmung mit einem gallebereitenden Organe erkennen. Dadurch stellen sich die Verästelungen nicht blos als physiologische Aequivalente einer Leber heraus, sondern wir können sie auch als Modificationen der Leber selbst betrachten, die hier durch Erweiterung der Lumina ihrer Canäle sich an der Vergrösserung des Darmcanals betheiligt hat. Dasselbe Organ, welches bei den anderen Gasteropoden als Leber erscheint, tritt bei den Aeolidiern in den Darm mit über, und behält nur an seinen Wandungen oder doch an einem Theile derselben seine ursprüngliche Bedeutung bei. Wenn wir in dieser Einrichtung Zustände sehen, die jenen bei manchen Würmern, den Trematoden und Planarien nämlich, ähnlich erscheinen, so besteht zwischen diesen beiderlei Einrichtungen doch die Verschiedenheit, dass dort, bei den Würmern jene Ramificationen unmittelbar vom Darme entstanden, und nicht aus einem bereits einmal vom Darme aus differenzirten, und damit verschiedenen Organe, während bei den genannten Mollusken die Darmverästelung aus demselben Organe sich gebildet haben muss, das früher bereits einmal Leber war. Diese zugleich alle näheren Zusammenstellungen verbietende Auffassung begründet sich vornehmlich auf die Thatsache, dass die Leber bei allen höheren Mollusken, ja sogar schon bei den Brachiopoden als ein discretes Organ erscheint, indess sie bei den Würmern, besonders bei keiner jener oben erwähnten Abtheilungen, vom Darme völlig gesondert ist. —

Fig. 155.



Die Leber der *Cephalopoden* ist immer eine ansehnliche, meist compacte Drüse, die bei Nautilus aus vier locker verbundenen Lappen besteht. Jeder derselben entsendet einen Ausführgang. Bei den Dibranchiaten finden sich nur zwei Lappen vor, die entweder wie bei Sepia deutlich getrennt, oder wie bei Rossia nur theilweise verbunden sind. Eine engere Vereinigung beider Lappen besteht bei Sepiola und Argonauta, und bei den Loliginen und Octopoden stellen sie eine einzige vom Oesophagus durchsetzte Masse dar. In allen Fällen treten aus der Leber nur zwei Ausführgänge hervor, welche auf die beiden ursprünglichen Lappen hinweisen, und ebenso wie bei Nautilus, münden sie stets in das Ende des Blinddarmes aus.

Sowohl an der Einmündungsstelle in den Blinddarm, als auch innerhalb der Leber selbst tragen die Ausführgänge noch einen Besatz besonderer Drüsenläppchen, deren Bau von den Acinis der Leber verschieden ist. Man hat diese in Fällen nur an der einen oder der andern der genannten Stellen vorkommenden Drüsen für eine B a u c h s p e i c h e l d r ü s e erklärt, wobei man jedoch bei dem Mangel jeglicher näheren Verwandtschaft, an das

Fig. 155. Darmcanal von *Aeolidia papillosa*. *ph* Schlundkopf. *m* Mitteldarm mit *h* den Leberanhängen. *e* Enddarm. *an* After. (Nach ALDER und HANCOCK.)

gleichnamige Organ der Wirbelthiere nicht denken darf. Aehnliche Drüsen sind auch an der Leber von Gasteropoden nachgewiesen worden.

Die als »Leber« aufgeführten Drüsen sind meist durch ihre lebhaftere Färbung ausgezeichnet, und dadurch von anderen Drüsenorganen unterschieden. Das symmetrische Verhalten der Lagerung und Einmündung der grossen Leberlappen scheint für die Mollusken ein durchgreifendes zu sein, da es bei den Brachiopoden ebenso wie bei den weit von diesen entfernten Cephalopoden besteht. Ich möchte das Vorkommen von vier Leberlappen bei Nautilus sowie bei Brachiopoden hervorheben, und besonders an das Verhalten derselben bei Lingula aufmerksam machen, wo zwei vor, zwei hinter dem Dissepimente (Gastroparietal-Bande) in den Darm münden, und damit eine Gliederung ausdrucken.

Die mehr unregelmässige Anordnung der Leberlappen bei Lamellibranchiaten, wo die Leber mit den Keimdrüsen innig vereint dem Darme enge verbunden ist, und letztere oft schwer davon trennen lässt, scheint vielmehr ebenso wie bei den Gasteropoden durch die Windungen des Darmes, oder auch besonders bei schalentragenden Schnecken durch die assymetrische Bildung des Eingeweidesackes bedingt zu sein. Dies geht aus jenen Fällen hervor, wo die Leber noch Spuren von Symmetrie zeigt, oder in ihren Lappen sogar deutlich symmetrisch angeordnet erscheint. Letzteres ist der Fall bei Dentalium, dessen Leber aus zwei fingerförmig gelappten Drüsenbüscheln besteht, die einander gegenüber in den Darm ausmünden. Auch die vier, paarig untereinander vereinigten Leberschläuche von Phyllirhoë können hieher gerechnet werden, da ihre eigenthümliche Stellung, zwei oben, zwei unten nichts Anderes als eine Accomodation an die seitlich comprimirte Körperform des Thieres ausdrückt. Ferner ist die Leber bei den Gymnobranchiaten mit nur wenig gewundenem Darm gleichfalls nicht selten in einiger Symmetrie zu erkennen, und endlich weisen die Aeolidier mit verästeltem Darmcanal unzweifelhaft auf eine bilaterale Leberanlage hin. Indem wir so auch die Assymetrie dieses Organs als eine durch die Umänderung der äusseren Leibesform erworbene ansehen müssen, reiht sich dieses Organ an das gleiche mancher Würmer und niederer Arthropoden enger an.

Die Darmanhänge der Aeolidier und anderer, wie Actaeon, Limapontia, haben in Frankreich eine Zeit lang zu einem Streite über die Gesammtorganisation dieser Thiere geführt. Indem man die durch sie mögliche Vertheilung des Chymus im Körper hervorhob, sah man in dieser Vorrichtung einen Ersatz für das damals noch nicht erkannte Blutgefässystem, und statuirte darauf die Abtheilung der *»Phlebenteraten«*. Die Zahl der Fortsätze steht gewöhnlich in engem Connexe mit der Zahl der Rückenanhänge. Die Verbindung dieser einzelnen Blindsäcke mit dem Darme ist bei den einzelnen Gattungen verschieden. Wir haben davon zwei Hauptformen angenommen. Im einen Falle bildet der Mitteldarm eine ansehnliche mediane Verlängerung nach hinten, die beiderseits mit verästelten Blindschläuchen besetzt ist. Hieher gehört Aeolis, auch Tergipes kann hieher gerechnet werden, und zwar als Repräsentant der einfachsten Form, da bei diesem die Anhänge des medianen Blinddarms unverästelt zu den Rückencirren gehen. Ein anderer Fall wird durch das Vorkommen von paarigen, vom Mitteldarm entspringenden Blindschläuchen gegeben. Jederseits tritt gemeinsam ein nach vorne und ein nach hinten verlaufender Schlauch ab, deren jeder wieder einfache oder mehrfach ramificirte Fortsätze zu den Cirren entsendet. Als Beispiel mag Antiopa gelten. Der einfachste Zustand trifft sich bei Limapontia, wo nur die vier Schläuche mit kurzen Ausbuchtungen, aber keine Rückencirren, existiren. Man darf dieses Verhalten vielleicht als das primitive betrachten, und die Bildung eines medianen, unpaaren Darmfortsatzes als eine daraus hervorgegangene Modification, denn der erstere Zustand ist der verbreitetere, und entspricht zugleich der typischen Duplicität der Leber. An eine Verschmelzung der beiden

getrennten Schlauche darf nicht gedacht werden. Als eine fernere Modification sind die Verbindungen der Lebercanale anzusehen, wie sie z. B. bei Antiopa, sowoh^t an jeder Seite, als auch zwischen beiden Seiten, vorkommen. Bemerkenswerth ist, dass hier entsprechend der grösseren Enge dieser Canale, der Darm selbst eine ansehnlichere Lange besitzt. Mit dieser Erscheinung stellen sich die Darmanhange noch näher den übrigen Leberbildungen zur Seite, sowie sie durch die Anastomosenbildung an den Bau der Wirbelthier-Leber erinnern. Auch bei Actaeon gibt sich durch die bis in die seitlichen Integumentfortsätze sich verzweigenden engen Schlauche die ganze Einrichtung ebenfalls als Leber zu erkennen. Die Wandungen besitzen hier überall einen drusigen Beleg, der bei den Aeolidiern häufig nur an den Endabschnitten entwickelt ist. Die Leberfunction beschränkt sich in diesem Falle auf die in den Ruckencirren liegenden Theile, an denen in der Regel eine, zuweilen sogar sehr reiche Verästelung des drüsigen Abschnittes statthat.

Das oben als Bauchspeicheldruse bezeichnete Organ, von GRANT zuerst bei Aplysia und Doris beschrieben, ist von HANCOCK genauer nachgewiesen worden. Es stellt eine mit gefalteter Wandung versehene Tasche vor, welche direct in den Magen einmundet.

Kreislauforgane.

Allgemeines Verhalten. Herz.

§ 164.

Die Kreislauforgane der Mollusken bieten verschiedenartige Differenzirungsstadien, die zum grossen Theile wieder von dem Verhalten der Athmungsorgane beherrscht sind. Ein als Herz fungirender centraler Apparat scheint Allen zuzukommen, doch bei den Brachiopoden auf verschiedene Stellen des Gefässystems vertheilt zu sein. In allgemeiner Verbreitung nimmt die Leibeshöhle, oder einzelne Abschnitte derselben, an der Herstellung der Blutbahn Theil, so dass das Gefässystem niemals vollständig abgeschlossen sich darstellt, wie sehr es auch bis zu capillaren Verzweigungen (z. B. bei Cephalopoden) entwickelt sein mag. Dieses theilweise lacunäre Verhalten der Blutbahn gibt dem Circulationsapparat neue Beziehungen zum Gesammtorganismus, der nicht wie bei den Arthropoden durch allseitig starre Integumentbildungen in ein jeweilig sich gleichbleibendes Volum eingeschränkt ist, sondern bei der durch weichere Beschaffenheit des Integumentes bestehenden Veränderlichkeit des Umfanges diesen von der Menge der ihn durchströmenden Blutflüssigkeit abhängig zeigt.

Dadurch kommt dem Blute der Mollusken eine besondere Rolle zu. Ausser den nutritorischen Functionen besitzt es noch nahe Beziehungen zu der Locomotion, überhaupt zu den Bewegungserscheinungen am Körper. Da der Leib der Mollusken entweder an seiner ganzen Oberfläche oder, wo Schalenbildungen bestehen, doch an einem grossen Theile der Oberfläche bedeutend contractil erscheint, so kann durch partielle Contractionen die ernährende Flüssigkeit an bestimmte Körpertheile gedrängt werden. Das Thier vermag dadurch zurückgezogene Theile hervorzustülpen und schlaffe Gebilde in einen Zustand der Erection zu versetzen,

oder sie doch beim Anschwellen durch Füllung mit Blut prall werden zu lassen. Die Hervorstreckbarkeit gewisser in die Schalen oder in's Gehäuse zurückziehbarer Theile, beruht auf diesen Beziehungen. Das oben als »Fuss« unterschiedene Organ vermag erst dann als Locomotionsorgan zu fungiren, wenn es mit Blut gefüllt ist. Bei dieser Schwellung grösserer Körperpartien ist die Einführung von Wasser in die Blutbahn von grossem Belange. Wir finden diese viel zu wenig beachtete Erscheinung bei den Mollusken in grosser Verbreitung; speciell nachgewiesen ist sie in allen Abtheilungen der Otocardier. Wenn auch dadurch der Werth der Blutflüssigkeit in nutritorischer Beziehung sinkt, so wird doch die Bedeutung der Blutbahn als Schwellungsapparat des Körpers wesentlich erhöht, denn durch jene Einrichtung wird die Aeusserung der genannten Erscheinung in grösserer Intensität ermöglicht. Durch Einlass beliebiger Quantitäten von Wasser kann der Körper einer Muschel oder einer Schnecke je nach Bedürfniss sich füllen und ebenso leicht wieder durch Auslass der mit Wasser gemischten Blutflüssigkeit ein vollkommenes oder nur partielles Abschwellen eintreten lassen. Die ganze Einrichtung schliesst sich in functioneller Beziehung an den irrigatorischen Apparat der Cölenteraten und an das Wassergefässystem der Würmer und Echinodermen an. —

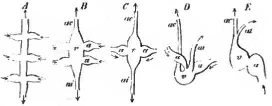
Die Blutflüssigkeit der Mollusken ist in der Regel farblos; bei den Lamellibranchiaten und Cephalophoren ist dies zum grössten Theile der Fall, wie schon aus der Verbindung der blutführenden Räume mit dem umgebenden Medium und der beständigen Mischung des Blutes mit Wasser hervorgeht. Nur einige Gasteropoden (Planorbis) besitzen eine rothe Blutflüssigkeit. Bei den übrigen Gasteropoden und den meisten Cephalopoden zeigt sie einen bläulichen, opalisirenden Schimmer. Es gibt auch Cephalopoden, deren Blut ins Violette oder Grüne spielt. An dieser Färbung der Blutflüssigkeit betheiligen sich niemals die zelligen Elemente derselben. Diese erscheinen als rundliche, feine Molekel einschliessende Formelemente, oder sie sind bei den Lamellibranchiaten und vielen Gasteropoden nicht selten uneben, in zackige Fortsätze ausgezogen, welche das Resultat activer Formveränderungen sind.

Nach der Lagerung der Hauptstämme und der Centralorgane des Gefässsystems unter der Rückenfläche des Körpers lässt sich ein gemeinsames Verhalten bei fast allen Mollusken wahrnehmen. Wir können daher die Frage aufwerfen, inwiefern diese Uebereinstimmung auf der Abstammung der verschiedenen Formen des Gefässapparates von einer und derselben Einrichtung beruht. In dieser Beziehung wird von dem Hauptorgan, dem Herzen, sowie den davon ausgehenden grossen Arterienstämmen der sicherste Aufschluss zu erhalten sein. Von den Brachiopoden wird aber für jetzt noch abgesehen werden müssen, da bei diesen über die Richtung des Blutstroms, sowie über die Bedeutung der einzelnen Gefässtämme keine sichern Thatsachen bekannt sind. Legen wir zunächst das Gewicht auf die dorsale Ausdehnung des Gefässapparates, auf das Vorkommen eines dorsalen Längsstammes, so werden wir bei der Vergleichung desselben zunächst auf die Würmer geführt, bei denen verschiedene Abtheilungen gleichfalls einen solchen Längs-

stamm besitzen. Mit dem letzteren stehen aber **Quergefässe** in Verbindung, die bei dem Vorkommen seitlicher Athmungsorgane (Kiemen) mit diesen in Verbindung sind. Wo wir bei den Mollusken lateral angebrachte Kiemen finden, treffen wir gleichfalls von diesen her zum dorsalen Medianstamm führende Canäle.

Damit wäre das Wesentlichste der Anknüpfungspuncte aufgefunden und wenn wir beachten, dass bei Würmern sowohl gewisse Abschnitte des Rückengefässes als auch einzelne der Querstämme sich vorwiegend zu contractilen Strecken umbilden und damit, Contralorgane für die Blutbewegung vorstellend, als »Herzen« fungiren, so werden wir aus einer solchen Einrichtung das Typische des Gefässystems der Mollusken abzuleiten im Stande sein.

Fig. 156.



Am Herzen der Mollusken erscheint die sogenannte Kammer als ein differenzirter Abschnitt eines dorsalen Längsstammes, und die in dieselbe einmündenden Vorkammern stellen sich als modificirte Querstämme dar. Die symmetrische Anordnung der Vorkammern in einander sonst sehr ferne stehenden Abtheilungen (Lamellibranchiaten und Cephalopoden) zeigt, dass darin eine tiefer begründete Eigenthümlichkeit gesucht werden muss, und durch das Bestehen von **zwei Paaren** hinter einander in die Kammer mündender Vorkammern (bei den tetrabranchiaten Cephalopoden) gibt sich sogar eine **Gliederung des Gefässapparates** zu erkennen, wie sie durch die mehrfachen Querstämme bei den gegliederten Würmern erscheint. Diese Gefässe besitzen hier sogar noch so viel ihrer ursprünglichen Natur, dass man sie nicht als Vorhöfe des Herzens, sondern als **Kiemenvenen** bezeichnet hat.

Wenn die zwei Vorhofpaare aus zwei Querstämmen eines Dorsalgefässes abgeleitet werden dürfen (vergl. Fig. 156. *A* und *B*), so ist in dieser Einrichtung zugleich ein dem primitiven Zustande zunächst stehender zu erblicken, was auch durch die paläontologischen Beziehungen der Nautiliden den übrigen lebenden Cephalopoden gegenüber erhärtet wird. Das Vorkom-

Fig. 156. Schematische Darstellung zur Vergleichung der Modificationen der **Circulationscentren** bei den *Mollusken*. *A* Theil des Dorsalgefässtammes und der Querstämme eines *Wurmes*. *B* Herz und Vorhöfe von *Nautilus*. *C* Herz und Vorhöfe eines *Lamellibranchiaten* oder *Loliginen*. *D* Dieselben Organe eines *Octopus*. *E* Herz und Vorhof eines *Gasteropoden* *v* Herzkammer. *a* Vorkammer. *ac* Arteria cephalica. *ac* Arteria abdominalis. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstroms an.

men nur eines Vorhofspaars erscheint dagegen als Rückbildung (dibranchiate Cephalopoden und Lamellibranchiaten), die wohl mit der Reduction der Kiemen in Verbindung zu setzen ist. So finden wir also hier den Schlüssel zum Verständniss der Vorhofsbildungen bei den Mollusken, und können Einrichtungen, die uns sonst zusammenhangslos erscheinen, verstehen lernen, indem wir sie von niederen Zuständen ableiten. Wie ein Abschnitt des Dorsalgefässes zur Herzkammer umgewandelt ist, so bilden die davon ausgehenden Fortsetzungen Arterienstämme, die man da, wo sie ihren ursprünglichen Verlauf behalten haben, als vordere und hintere Aorta (Aorta cephalica und Aorta intestinalis oder abdominalis) unterscheidet (siehe Fig. 156. *B C*). Eine wichtige Lagerungsveränderung erscheint bei einem Theile der Cephalopoden, den Octopoden (Fig. 156. *D*), wo der Stamm des Dorsalgefässes eine schlingenartige Krümmung vollführt hat, so dass beide arterielle Abschnitte (*ac* und *ai*) noch eine Strecke weit in einer Richtung verlaufen. Dadurch nähern sich ihre Ursprungsstellen aus dem zur Kammer umgewandelten Abschnitte, und eben daraus wird verständlich, wie aus einer ähnlichen Einrichtung der Circulationsapparat der Cephalophoren hervorgegangen sein muss, bei dem der Ursprung eines einzigen Arterienstammes aus der Herzkammer charakteristisch ist (vergl. Fig. 156. *E*). Dieser Eine Arterienstamm theilt sich aber bald in zwei Aeste (*ac* und *ai*), die in ihrem Verbreitungsbezirke genau den beiden Arterienstämmen entsprechen, die bei den Cephalopoden aus den deiden Enden der Kammer hervorgehen. Erstere dürften somit als aus den beiden ursprünglich in einer Axe gelagerten Arterienstämmen entstanden zu betrachten sein. Auch für eine paarige Vorhofsbildung als Repräsentant des niedern Zustandes bieten die Cephalophoren Beispiele. Eine Verschmelzung zu Einem Raume ist durch die Modification der Arterienstämme bedingt, indem durch die Verbindung des hinteren mit dem vorderen eine Vereinigung beider Vorhöfe an der Uebergangsstelle zur Kammer nothwendig Platz greifen muss (vergl. Fig. 156. *D* mit *E*).

In dem Circulationsapparat der Mollusken vermögen wir zugleich auf die phylogenetischen Beziehungen dieses Thierstamms einen Hinweis zu erkennen, der uns die paläontologischen Thatsachen verständlicher macht, als die übliche Auffassung es vermag.

Specielle Einrichtungen.

§ 165.

In ganz eigenthümlicher Weise verhält sich der Circulationsapparat der *Brachiopoden*. Er setzt sich zwar wie bei den Otocardiern aus Gefässen und besonderer Wandungen entbehrenden Räumen zusammen, bietet aber im speciellen Verhalten wenig Verknüpfungen mit den bei den übrigen Mollusken bestehenden Einrichtungen. Als Herz erscheint ein sackartiges über dem Magen liegendes Organ, welches einen von vorne über der Speiseröhre verlaufenden Gefässstamm empfängt und seitliche Stamme absendet. Der erstere wird als zuführendes Gefäss (Vene) betrachtet. Er scheint das Blut aus

Lücken zu sammeln, welche um den Darmcanal sich vorfinden. Die beiden vom Herzen hervorgehenden seitlichen Gefässe sind bei den angelschaligen Brachiopoden (Waldheimia) eine kurze Strecke weit vereinigt. Bei den angellosen (Lingula) treten sie erst später aus einem medianen Längsstamme, der auf dem Darme nach hinten verläuft, hervor. Beide Arterienstämme, die man als Aorten bezeichnet hat, theilen sich bald in zwei Aeste, davon einer nach vorne, der andere nach hinten seinen Weg nimmt. Der vordere stellt die dorsale Mantelarterie vor, die in einen medianen und einen lateralen Zweig gespalten, den Mantel und in ihm liegende Organe versorgt. Vom lateralen Zweige gehen kleinere in den Mantellacunen zum Rande verlaufende und nach mehrfachen Theilungen dort mündende Arterien ab. Der hintere Ast der Aorta spaltet sich gleichfalls in zwei Arterien. Die eine verläuft medianwärts und bildet, mit der gleichen Arterie der anderen Seite sich vereinigend, einen zum Stiel verlaufenden Arterienstamm. Die andere Arterie wendet sich bald nach vorne, um wieder in zwei Zweige getheilt im ventralen Mantellappen auf ähnliche Weise sich zu verästeln, wie das bereits von der dorsalen Mantelarterie gesagt ward. An den beiden Mantelarterienpaaren findet sich je ein beutelförmiger Anhang, der als accessorisches Herz angesehen wird. Aus den Enden der Arterien scheint das Blut in weitere, sowohl im Mantel als zwischen den Eingeweiden, ja sogar um die Muskeln befindliche, an ersterer Stelle ganz regelmässig verzweigte Lacunen zu gelangen. Diese stehen in Zusammenhang mit einem complicirten, die Arme durchziehenden Canalsystem, welches sich in einen zuführenden und rückführenden Abschnitt theilt. Mit dem letzteren stehen die Hohlräume der die Arme besetzenden Tentakel in Verbindung, in welche das rückkehrende Blut gelangen wird.

Obgleich unsere gegenwärtige Kenntniss von den Kreislauforganen der Brachiopoden eine verhältnissmässig ziemlich vollständige zu sein scheint, nachdem Huxley zuerst an der von Owen gegebenen Darstellung Zweifel erregt hatte (Proceed. Royal Soc. 1854 VIII. S. 106), und darauf von Hancock in seiner Abhandlung über die Organisation der Brachiopoden (l. c.) ausführliche Nachweise gegeben worden waren, so bleiben doch noch viele Puncte dieses überaus complicirten Organsystems dunkel. Eine theilweise Beobachtung des Kreislaufs am lebenden Thiere vermag vielleicht Aufschlüsse zu geben, und dann erst wird ein definitives Urtheil über das, was man Vene oder Arterie zu nennen habe, möglich sein. Einer Vergleichung dieses Apparates mit dem Gefässsystem der Otocardier widerstrebt vor allem der Mangel einer medianen Arterie, sowie das Fehlen von Vorhöfen. Bei einem umgekehrten Verhalten der Qualität der Blutgefässe, wenn nämlich das vordere Mediangefäss sich als ein ausführendes, als eine Arterie bestimmen liesse, und die beiden lateralen Gefässe (Aorten) zuführende (Venen) sein würden, alsdann liesse sich an dem Gefässapparat eine Verwandtschaft mit dem der höheren Mollusken ausführen. Die accessorischen Herzen würden dann die Rolle von Vorhöfen spielen, und die mit solchen Bläschen versehenen Mantelgefässe den Kiemenvenen der Cephalopoden vergleichbar sein. Das terminale Verhalten der Mantelgefässe zu dem complicirten Apparate der Mantelmasse spricht jedoch vorläufig wenig zu Gunsten einer solchen Deutung, die übrigens auch eine ganz andere Auffassung des Brachiopodenkörpers involviren würde. Was das anscheinende Fehlen eines bei den Otocardiern vorhandenen Pericardiums angeht, so ist hiebei Folgendes zu erwägen: da die Pericardialhöhle der Otocardier nur ein Theil der allgemeinen Leibeshöhle ist, und wie diese

einen Blutsinus vorstellt, so wird bei einer Vergleichung der Brachiopoden mit den Otocardiern, der das Herz der ersteren umgebende »Perivisceralsinus«, der in den sogenannten Heoparietalbändern einem gewissen Abschluss erhält, als der dem Pericardialsinus der Otocardier homologe Raum zu betrachten sein, wofür auch noch die Beziehung zur inneren Mündung der Excretionsorgane (siehe unten) spricht.

Dass der Circulationsapparat der Brachiopoden sehr spät auftritt, geht aus den Angaben von Fr. Müller (A. A. Ph. 1860) hervor, der an den Larven dieser Thiere jede Andeutung vermisst.

§ 166.

In der Anordnung der grösseren Gefässe, wie in dem Verhalten des Herzens zu den Athmungswerkzeugen zeigen die drei Abtheilungen der *Otocardier* eine und dieselbe, innige Verwandtschaft dieser Molluskenclassen beurkundende Grundform. Das Herz ist immer in Kammer und Vorkammer geschieden und liegt in einer besondern Höhle, dem Herzbeutel. Die Kammer empfängt ihr Blut bald von einem, bald von zwei Vorhöfen und sendet dasselbe der Hauptmasse nach in einen, dem Vordertheile des Körpers zulaufenden, grösseren Arterienstamm, eine Aorta. Ein kleinerer, vorzüglich für die hinteren Körpertheile (besonders die Eingeweide) bestimmter Arterienstamm entspringt entweder direct aus dem Herzen als hintere Aorta (Aorta posterior) bei den Lamellibranchiaten und Cephalopoden, oder er zweigt sich von der Hauptaorta ab (Cephalophoren), eine Arteria posterior darstellend. Die beiden Gefässtämme bilden in der Regel mehrfache Verästelungen zu den vorzüglichsten, die Eingeweidehöhle einnehmenden Organen, und gehen dann in ein Lacunensystem über, von welchem die Leibeshöhle einen Abschnitt vorzustellen pflegt (Lamellibranchiaten und Cephalophoren), oder sie gehen nach Bildung eines capillaren Gefässystems in venenartige Räume oder wirkliche Venen über (Cephalopoden). Bei allen Otocardiern wird das Blut aus den Venenräumen den Athmungsorganen zugeleitet und gelangt erst von hier aus wieder zum Herzen, und zwar auf dem möglichst kürzesten Wege, wie denn auch die Lage des Herzens immer in der Nähe der Athmungswerkzeuge zu finden ist. Das Herz empfängt somit nur arterielles Blut, es ist ein Arterienherz.

Was die näheren Verhältnisse betrifft, so besitzen die Lamellibranchiaten ein in die Medianlinie des Körpers dicht unter dem Rücken gelegenes Herz, welches von einem Pericardium umhüllt wird und von zwei seitlichen Vorhöfen das Blut empfängt, während vorne und hinten die oben erwähnten arteriellen Gefässtämme aus ihm entspringen. Bei den meisten Muschelthieren spaltet sich das Herz in zwei den Enddarm umfassende Schenkel, die sich auf dem Rücken des letzteren vereinigen und daselbst die vordere Körperarterie (Aorta) hervorgehen lassen. Dieses Durchbohrtsein des Herzens vom Enddarm steigert sich bei Arca zu einer Duplicität des Herzens, indem es durch zwei vollständig von einander getrennte Kammern, jede mit einem Vorhofe versehen, dargestellt wird. Aus jeder Kammer geht eine Aorta hervor, die sich jedoch vor einer ferneren Verzweigung mit jener der

anderen Seite vereinigt, so dass also dennoch ein einheitlicher Arterien-Hauptstamm entsteht. Dasselbe gilt auch von dem hinteren Arterienstamme.

Von den beiden vom Herzen abgehenden Arterienstämmen verläuft der vordere gerade aus bis in die Gegend des Mundes, um hier, in verschiedenem Grade verzweigt, sich in weite Bluträume zu öffnen. Auch der hintere Arterienstamm, dessen Längenentwickelung von der Ausbildung der hinteren Manteltheile abhängig ist, und der besonders dann eine beträchtlichere Länge besitzt, wenn der Mantel zur Bildung von Athmungsröhren verwendet wurde, geht schliesslich in Bluträume oder Lacunen über. Besonderer Wandungen entbehrende Räume verzweigen sich nicht allein im Mantel, sondern finden sich auch zwischen den Eingeweiden als Lücken vor, die von den verschiedenen Organen begrenzt werden. Je nach der Weite dieser Räume sind grössere oder kleinere Blutbehälter unterscheidbar, welche sowohl ein Capillar-, als ein Venensystem vertreten, ohne aber geradezu für ein solches erklärt werden zu dürfen. In regelmässigem Vorkommen bestehen solche grössere Sinusse an der Basis der Kiemen, und ein mittlerer unpaarer, in welchen vorzüglich die Venenräume des Fusses einmünden, dehnt sich der Länge nach zwischen den beiden Schliessmuskeln aus. Alle diese Bluträume stehen unter sich im Zusammenhange und bilden ein in den verschiedenen Theilen verschieden weites Maschenwerk von Höhlungen zwischen den Organen. Die beiden seitlichen communiciren auch noch mit einem anderen Organe, welches wir als Bojanus'sches Organ bei den Absonderungsorganen kennen lernen werden.

Verfolgen wir den Weg, welchen das an den Arterien in die Lacunen ergossene Blut zurücklegt, so treffen wir einen Theil davon auf dem Wege zum Mantel, einen andern Theil finden wir sich in den Eingeweidesack ergiessen, und so alle Lacunenräume ausfüllen. Aus diesen strömt ein Theil des Blutes in die Kiemensinusse und von hier aus entweder direct in die Kiemen, oder es gelangt erst auf Umwegen durch die Bojanus'sche Drüse zu den Athmungsorganen, und dieser letztere Weg ist derjenige, welchen die Hauptmasse des Blutes passirt. Da aber zwischen den Blutbehältern an der Kiemenbasis und den Vorhöfen des Herzens auch noch eine directe Communication besteht, so wird ein, wenn auch kleiner Theil des Blutes, ohne in die Kiemen gelangt zu sein, zum Herzen zurückkehren. Hierzu kommt noch das Blut aus dem Mantel, welches gleichfalls direct in die Vorhöfe eintritt, jedoch wegen der respiratorischen Function der Mantellamellen nicht absolut als Venenblut betrachtet werden kann. Da in die Vorhöfe auch alles aus den Kiemen kommende Blut aufgenommen wird, so gelangt also die ganze Blutmasse auf verschiedenen Wegen wieder zur Herzkammer zurück.

Bemerkenswerth ist das Verhältniss des Kreislaufs zu den Bojanus'schen Drüsen. Es sind diese Absonderungsorgane dem in die Kiemen tretenden, somit venösen Blute in den Weg gelegt, so dass durch sie eine Art Pfortaderkreislauf sich einleitet, was um so wichtiger ist, als wir in anderen Abtheilungen der Mollusken, namentlich bei Cephalopoden, ganz homologe Einrichtungen antreffen. — Die bereits oben erwähnte Zumischung von Wasser zum

Blute ist bei den Lamellibranchiaten in sehr ausgeprägter Weise vorhanden und wird vorzüglich dadurch vermittelt, dass der von Bluträumen durchzogene Bojanus'sche Drüse mit dem umgebenden Medium durch besondere Oeffnungen, ihre Ausführgänge, communicirt und somit der Wasserzuleitung vorsteht. Andere Oeffnungen finden sich am Fusse der Blattkiemer in einfacher oder mehrfacher Zahl. —

Das von der Blutflüssigkeit erfüllte Lacunensystem, welches sowohl im Mantel als zwischen den Eingeweiden vorkommt, wird von Manchen für einen Theil des Gefässystems gehalten. So beschreibt LANGER (W. Denkschr. 1855 u. 56) bei Anodonta Venen und Capillaren. An einzelnen Abschnitten des Körpers bietet die lacunäre Blutbahn allerdings eine Anordnung der Wege in Form zierlicher Netze, die Gefässnetzen überaus ähnlich sind. Die Begrenzung dieser Räume bildet jedoch keine besondere Gefässwand, sondern wird einfach durch die von den Räumen durchsetzten Gewebe dargestellt.

Die erwähnte Durchbohrung des Herzens durch den Enddarm fehlt bei den Anomien und Austern wie bei Teredo, bei welchen die Lagerung des Herzens eine etwas andere ist. Abweichend ist übrigens auch noch das Verhalten der Blutbahn bei Anomia, der auch ein Herzbeutel fehlen soll. (Vergl. LACAZE-DUTHIERS l. c.).

Bei der unmittelbaren Communication der Bluträume mit dem umgebenden Medium sind die Oeffnungen am Fusse beachtenswerth, die sogar eine beträchtliche Grösse erreichen können, und über welche bei den Najaden, bei Cyclas, Cardium, Mactra, Solen specielle Beobachtungen vorliegen. Die Oeffnungen sind entweder in einfacher Zahl verhanden und können dann sogar eine beträchtliche Grösse erreichen (z. B. bei Mactra), oder es sind deren mehrere kleinere, welche siebförmig das Ende des Fusses durchbohren (z. B. bei Cyclas, auch bei Mactra-Arten). Wo eine einfache Oeffnung besteht (bei Najaden) führt diese meist in einen längeren, den Fuss durchziehenden Canal, der in feine Lacunenräume endet. Ob diese Oeffnungen ebenso zum Einlass wie zum Auslass des Wassers dienen, ist noch nicht bestimmt, sicher ist nur, dass Blutflüssigkeit durch sie austritt, wenn der Fuss rasch eingezogen wird, eine Thatsache, von der man sich leicht überzeugen kann. Vergl. auch die Beobachtungen von AGASSIZ, Z. Z. VII. S. 176.

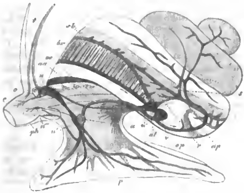
Ueber den Circulationsapparat der Muschelthiere vergl. MILNE-EDWARDS u. VALENCIENNES. Ann. sc. nat. III. III. S. 289. 307, ferner BENGARTEN, de Anodontae vasorum systemate. Dorpat 1853. Eine Scheidung des Blutgefässystems von einem Wassergefässystem ist in neuerer Zeit wieder von G. ROLLESTON und C. ROBERTSON angegeben worden. Die Wassergefässe sollen in den Wänden ihrer Verzweigungen die Geschlechtsorgane eingelagert besitzen, so dass sie dadurch als Ausführwege der Geschlechtsproducte fungiren (Vergl. Ph. Tr. R. S. 1862. I.

§ 167.

Bei den Cephalophoren wird das einfache, von einem Pericardium umschlossene Herz aus einer rundlichen oder birnförmigen Kammer (Fig. 157. *c*) und verschieden geformten Vorkammer (*at*) zusammengesetzt, wovon letztere bei vielen Abranchiaten nur wenig entwickelt ist, so dass sie nur durch Muskelfäden, die an den Rand des venösen Ostium der Kammer sich befestigen, repräsentirt sein kann (Phyllirhoë). Das Herz liegt am Rücken des Thieres und wird nur durch die Entwickelung des Eingeweidesacks in assymetrische Lagerung gedrängt, findet sich aber immer benachbart den

Athmungsorganen, gegen welche seine Vorkammer gerichtet ist. Je ausgebildeter die Athmungsorgane sind, um so entwickelter ist auch die Vorkammer. Durch ihre Dünnwandigkeit unterscheidet sie sich leicht von der Kammer. Bei manchen Gasteropoden wird das Herz vom Enddarme durchbohrt, wie bei Turbo, Nerita, Neritina. Diese reihen sich hierin mit Haliotis, Fissurella, Emarginula an die Blattkiemer an und bei den letzteren Gattungen ist die Uebereinstimmung mit den Lamellibranchiaten noch durch die doppelte Vorkammer bemerkenswerth. Das Gleiche gilt auch für die Chitonen. Von der Kammer entspringt eine Hauptarterie (Aorta), die bei Manchen (Abranchiaten) in zwei kurze Aeste sich spaltet und dann in die als Blutraum erscheinende Körperhöhle sich öffnet, indess sie bei den meisten Gasteropoden, wie bei Pteropoden und Heteropoden, eine rückwärts verlaufende Eingeweidearterie abgibt, während der Stamm als vordere Aorta, Arteria cephalica (Fig. 157. *aa*) sich fortsetzt. Die letztere verläuft gerade zum Vorder-

Fig. 157.



theile des Körpers und sendet meist einen starken Ast zum Fusse, der nicht selten (wie z. B. bei Paludina) als Fortsetzung des Hauptstammes erscheint, ausserdem gibt sie auf ihrem Wege häufig noch Aeste ab, welche zum Magen, zu den Speicheldrüsen u. s. w. treten. Sie endet entweder einfach oder unter wiederholten Verzweigungen in der Nähe des Pharynx. Bei sehr entwickeltem Kopfe tritt sie noch durch den Schlundring; so bei den Heteropoden, bei denen zugleich eine beträchtlich grosse Fussarterie abgegeben wird. Einen grössern Verbreitungsbezirk hat sie bei den Pteropoden, bei welchen sie im Kopfe in zwei grosse Endäste sich spaltet und diese in reichlicher Verzwei-

Fig. 157. Organisation von *Paludina vivipara*. *c* Kopf. *t* Tentakeln. *p* Fuss. *op* Operculum. *o* Auge. *a* Hörorgan. *n* Gehirn. *n'* Unteres Schlundganglion. *n''* Kiemenganglion. *n'''* Buccalganglion. *ph* Pharynx. *oe* Speiseröhre. *br* Kiemen. *r* Niere. *s* Venöser Sinus. *s.v* Venöser Sinus an der Kiemenbasis. *f* Kiemenarterie. *at* Vorhof des Herzens. *c* Herzkammer. *ap* Hintere Arterie (Eingeweidearterie). *aa* Vordere Arterie. (Nach LEYDIG.)

gung in die Flossen eintreten lässt. Die der hinteren Arterie der Lamellibranchiaten entsprechende Eingeweidearterie zeigt bei den Pteropoden und niederen Gasteropoden nur geringe Verästelungen und löst sich dann, wie die Kopfarterie in grössere Bluträume auf. Sehr entwickelt und vielfach an die Eingeweide sich verästelnd, ist sie bei den Prosobranchiaten und Pulmonaten.

Die Bluträume zeigen ein ähnliches Verhalten, wie bei den Lamellibranchiaten, und bilden sich zu weiteren oder engeren Canälen aus, welche theils zwischen den Eingeweiden, theils im Hautmuskelschlauche verlaufend, mit der allgemeinen Leibeshöhle in Verbindung stehen, so das diese als ein grosser Blutbehälter erscheint.

Die rückführendeu Wege sind nach der Zahl, Form und Lagerung der Athmungsorgane verschieden. Bei den Abranchiaten sammelt sich das Blut aus der Körperhöhle in der Nähe des Vorhofs, um von hier aus vom Herzen wieder aufgenommen zu werden. Bei den übrigen, mit distincten Athmungsorganen versehenen Cephalophoren bestehen bestimmte Canäle oder sogar mit besonderen Wandungen versehene Gefässe, welche das Blut aus den venösen Bahnen zu den Athmungsorganen hinführen. Von diesen tritt es im einfachsten Falle, wie bei manchen Gymnobranchiaten, ohne Dazwischentreten von Kiemenvenen, zum Vorhofe des Herzens über. Dies ist auch bei den meisten Pteropoden und allen Heteropoden der Fall. Mit einer grössere Entwickelung der Kiemen sammelt sich das rückkehrende Blut in besonderen Venenstämme, welche einzeln oder vereinigt in den Vorhof münden. Die Anordnung dieser Kiemenvenen ist immer sowohl der Ausdehnung als der Lagerung der Athmungsorgane angepasst. Sie erscheinen sowohl bei Gymnobranchiaten, als auch bei den Pulmonaten ausgebildet.

Fig. 158.



Bei den Aeolidiern, bei Scyllaea, Tritonia und vielen anderen Gymnobranchiaten gehen von den Kiemen wirkliche Gefässe ab, welche sich nach und nach in grössere Stämme vereinigen und so einen mittleren oder zwei seitliche Kiemenvenenstämme herstellen, die sich mit dem Vorhofe des Herzens verbinden. Je nach der Vertheilung der Kiemen über eine grössere Körperoberfläche ist dies rückführende Kiemengefässystem in verschiedenem Grade entwickelt, und da, wo die Kiemen eine beschränkte Stelle einnehmen, ist es wegen der unmittelbaren Anlagerung des Vorhofs reducirt (Doris, Polycera). Bei dem Bestehen in zwei seitliche Reihen vertheilter Kiemen ist auch dieser Gefässapparat am meisten ausgebildet, und indem (wie z. B. bei Tritonia) zwei laterale Kiemenvenenstämme (Fig. 158. *s*) vorkommen, welche durch einen Querstamm zum Herzen

Fig. 158. Ein Theil der Circulationsorgane von *Tritonia*. *s* Venensinusse, geöffnet dargestellt. Die Wand ist von Oeffnungen durchsetzt, in welche Kiemenvenen einmünden. *v* Herzkammer mit der aus ihr entspringenden Arterie.

führen, bildet der letztere (a) eine Art von doppeltem Vorhof und lässt dadurch an den Gefässapparat der Muscheln Anschlüsse erkennen. Die Wege, auf welchen das Blut zu den Kiemen gelangt, sind immer auf einem grössern oder kleineren Abschnitt lacunär. Bei manchen Gymnobranchiaten sammelt es sich aus der Leibeshöhle in Canäle, die im Integumente verlaufen, von wo es in die Kiemen vertheilt wird. Jedoch gelangt nicht alles Blut zu den Kiemen, ein Theil wird, nachdem er in der Haut sich vertheilte, zum Herzen zurückgeführt. — Was die *Lungenschnecken* betrifft, so findet sich insofern eine weitere Complication als die in die Athemhöhlenwand tretenden Bluträume, also schon das den Athmungsorganen zuführende System, eine Differenzirung in gefässartige Canäle aufweist. Die aus den Bluträumen des Körpers in die Wand der Athemhöhle (Lunge) führenden Canäle lösen sich hier in ein reiches Gefässnetz auf, aus welchem mehrere grössere, bestimmter abgegrenzte Stämme hervorkommen und sich zu einer in den Vorhof tretenden Lungenvene vereinigen. Man kann sich das Netz der Lungengefässe aber auch als einen grossen, in der Lungenwand ausgedehnten Blutsinus vorstellen, der von Stelle zu Stelle von Substanzinseln unterbrochen wird.

Bei Dentalium fehlt nach Lacaze-Duthiers ein Herz, obgleich ein sehr entwickeltes Gefässystem vorkommt. Von den zahlreichen Modificationen, welche das Verhalten der Arterien bei den Gasteropoden darbietet, ist jenes der Aorta bei den Patellen anzuführen. Sie öffnet sich hier sehr frühe in einen Blutraum, der sich weit nach hinten erstreckt, und von den Bluträumen der Visceralhöhle abgegrenzt ist. — Auch bei Haliotis geht die Aorta in einen weiten, anfänglich noch besondere Wandungen besitzenden Kopfsinus über, von dem ein weiter Blutcanal in den Fuss führt. Diese Thatsachen bieten Belege für das allmähliche Uebergehen der Gefässe in Lacunen, so dass ersichtlich ist, wie schwer zwischen beiden Formen von Blutbahnen unterschieden werden kann. Auf der anderen Seite ist aber auch die plötzliche Endigung von Arterien unzweifelhaft, und kann bei Pteropoden und Heteropoden aufs deutlichste nachgewiesen werden.

Unter den nackten Lungenschnecken ist besonders bei Arion der Verlauf und die reiche Verästelung der Eingeweidearterie durch die in ihren Wänden bestehenden Kalkeinlagerungen leicht sich zur Anschauung zu bringen. — Die zu der Lunge führenden Gefässe sind nach Lawson bei Limax maximus zwei in der Haut verlaufende Stämme, welche zu je einem die hier vorhandene doppelte Lunge umziehenden Randgefässe führen, aus dem die sich in der Lungenwand vertheilenden Gefässcanäle hervorgehen (Quarterly Journal of Micr. Sc. 1863).

Ueber die Kreislauforgane der Gasteropoden sind ausser den bereits oben angeführten Werken vorzüglich die Untersuchungen von Milne-Edwards (Ann. sc. nat. III. III.) von Bedeutung.

Die Aufnahme von Wasser in die Leibeshöhle und Zumischung zur Blutflüssigkeit wird durch dieselben Vorrichtungen wie bei den Muschelthieren geleitet. Die Niere ist auch hier durch ihre doppelte Verbindung ein regelmässiger Ausfuhr- oder Einlassweg. Doch bestehen noch andere Oeffnungen, so besitzt z. B. der Fuss von Pyrula eine ansehnliche Oeffnung und für die Pteropoden habe ich (bei Hyalea) ebenfalls eine directe Oeffnung in der Leibeshöhle nachgewiesen. Aehnliche Oeffnungen sind auch bei Dentalium und bei Pleurobranchus bekannt. Für die Beziehung der Niere zur Wasseraufnahme, welche schon von Milne-Edwards (Ann. sc. nat. III. III. S. 277) richtig vermuthet ward, spielt auch die Contractilität der Niere, oder eines Abschnittes derselben, eine bemer-

kenswerthe Rolle. Das von englischen Forschern bei Gymnobranchiaten (Doris) beschriebene »Pfortaderherz« erscheint als ein Theil des Excretionsorgans, wenn man die Angaben HANCOCK's für Doridopsis mit jenen von Doris vergleicht. In welcher Weise beide Vorrichtungen, Einfuhr und Ausfuhr, sich auf jene beiderlei Communicationen vertheilen, ist noch nicht vollständig festgestellt, es scheint vielmehr, dass sie in verschiedene Verwendung treten können. Für die Pulmonaten, denen mit der geänderten Lebensweise der eine directe Communicationsweg verloren gegangen ist, besteht noch der indirecte durch die Niere, und hat auch hier seine Function als Ausführweg beibehalten. BARKOW's Angaben über eine Entleerung von Blut durch die Lunge beziehen sich hierher (vergl. BARKOW, der Winterschlaf. Breslau 1844. S. 185). Die Aufnahme von Wasser geschieht aber hier durch den Darmcanal. Bei Helicinen ist nicht unschwer nachzuweisen, dass die Thiere dasselbe durch den Mund einführen. —

Eine eigenthümliche Art von Kreislaufapparat zeigt sich während früherer Entwickelungszustände mancher Gasteropoden. Die Embryonen nackter Pulmonaten (Limax) entwickeln am Hinterende des Körpers eine ansehnliche, von einem Muskelbalkennetze durchzogene Blase, die mit dem gleichfalls contractilen und ebenso verdünnten Nackenintegumente alternirend sich zusammenzieht und wieder aufbläht, wodurch die ernährende Flüssigkeit bald nach vorne, bald nach hinten getrieben wird. Bei der sehr zarten Wandung dieser Gebilde ist anzunehmen, dass sie auch eine respiratorische Function besitzen. (Vergl. über die Gebilde VAN BENEDEN u. WINDISCHMANN, A. A. Ph. 1841. O. SCHMIDT, ibid. 1851. GEGENBAUR, Z. Z. III.). Eine ähnliche Betheiligung des Hautmuskelschlauchs an der Blutbewegung besteht auch bei den Larven von Gymnobranchiaten vor dem Auftreten des Herzens in rhythmischen Contractionen der Nackenregion.

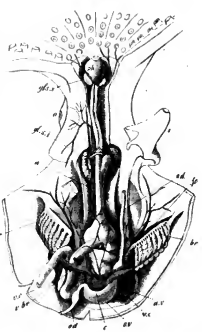
§ 168.

Das Herz der *Cephalopoden* liegt im Grunde des Eingeweidesackes. Es wird durch eine rundliche oder quer-ovale Kammer gebildet (Fig. 159. *c*, Fig. 164. *v*), welche ebenso viele Kiemenvenen aufnimmt, als Kiemen vorhanden sind. Bei Nautilus münden demnach vier, bei den übrigen Cephalopoden zwei Kiemenvenen in die Herzkammer. Vor der Einmündung zeigen die Kiemenvenen zumeist eine beträchtliche Erweiterung (Fig. 159. *v.br*, Fig. 164. *v'*), die als Vorkammer gedeutet werden muss, wenn auch bezüglich ihres physiologischen Werthes noch keine bestimmten Angaben existiren. Vom Herzen entspringen regelmässig zwei Arterienstämme: ein stärkerer, der gerade nach vorne verläuft und die Arteria cephalica darstellt (Fig. 159. *a*, Fig. 164. *a*) und entfernter davon ein meist nach hinten gerichteter kleinerer Stamm, die Arteria abdominalis (vergl. Fig. 164. *a'*). Aus dieser allgemeinen Anordnung geht die Uebereinstimmung mit den beiden anderen Classen der Otocardier klar hervor (vergl. oben § 164) und es besteht namentlich zu jenen Mollusken ein engerer Anschluss, welche durch die Duplicität der Vorkammern sich auszeichnen.

Die Arteria cephalica gibt vor Allem starke Aeste an den Mantel, einige Aeste an den Tractus intestinalis, sowie an den Trichter; im Kopfe angekommen, entsendet sie die Augenarterien, versorgt die Mundtheile und spaltet sich in ebenso viele grössere Aeste, als Arme vorhanden sind. Die Armarterien gehen bei einigen Cephalopoden aus einem um den Anfangstheil der Speiseröhre gebildeten Ringgefässe hervor. Die Arteria abdominalis bietet

grössere Verschiedenheiten; während sie bei den Sepien und Loliginen der Arteria cephalica gegenüber entspringt, und damit ganz ähnliche Beziehungen besitzt wie die Eingeweidearterie der Lamellibranchiaten, tritt sie bei den Octopoden neben der Aorta vom vordern Umfange des Herzens hervor (Fig. 159). Sie vertheilt sich bei den letzteren sehr bald in mehrere, für die untere Abtheilung des Darmrohrs bestimmte Aeste und versorgt auch die Geschlechtswerkzeuge. Bei den ersteren dagegen gibt sie noch zwei Aeste für die Flossen ab, an welchen von HANCOCK bei Ommastrephes noch eine besondere Erweiterung (vielleicht ein Hülfsorgan des Kreislaufs) beobachtet wurde.

Fig. 159.



Der Uebergang der letzten Arterienverzweigungen in Venen wird durch ein überall reichlich entwickeltes Capillarsystem hergestellt. Dieses vertritt wenigstens im grössten Theile des Körpers die bei den übrigen Otocardiern verbreitete lacunäre Blutbahn, und erscheint als eine weitere Differenzirung derselben. Die Capillarnetze durchziehen alle Organe und sind selbst an solchen nachgewiesen, welche in venöse Bluträume eingebettet sind.

Die aus den Capillaren hervorgehenden Venenwurzeln sammeln sich in grössere Stämme, welche bald als wirkliche Venen erscheinen, bald in mächtige Räume ausgedehnt sind und so den Uebergang zu blossen Lacunen bilden. Bezüglich der specielleren Verhältnisse des Venensystems ist die Vereinigung der Armvenen in einen im Kopfe gelegenen Ringsinus anzuführen; dieser nimmt auch benachbarte kleinere Venenstämme auf und sendet einen grossen Blutcanal, die Vena cephalica, auch als grosse Hohlvene bezeichnet

Fig. 159. Anatomie von *Octopus*. Mantelhöhle und Eingeweidesack von der Bauchseite geöffnet. *ph* Schlundkopf. *gls.s* Obere Speicheldrüsen. *gl.s i* Untere Speicheldrüsen. *o* Auge. *i* Trichter. *br* Kiemen. *ov* Ovarium. *od* Eileiter. — *c* Herz. *v.br* Kiemenvenen. *a* Arteria cephalica. *vc* Hohlvenen. *a.v* Venenanhänge. (Nach MILNE-EDWARDS.)

(Fig. 164. *v c*), abwärts in die Gegend der Kiemen. Hier theilt er sich bald (bei den Dibranchiaten) gabelförmig in zwei, bald (bei den Tetrabranchiaten) in vier Venenstämme, die als Kiemenarterien erscheinen (Fig. 164. *vc'*) und nach Aufnahme einiger anderer, vom Mantel und den Eingeweiden kommender Venen (*vc''*) sich seitlich zur Kiemenbasis begeben. Bei den meisten Cephalopoden bildet sich an den Kiemenarterien, durch Hinzukommen eines Muskelbeleges, ein contractiler Abschnitt, welcher als Kiemenherz bezeichnet wird und durch rasche Pulsationen als Hülfsorgan des Blutkreislaufs sich bemerklich macht. Vor diesem, den vierkiemigen Cephalopoden fehlenden Kiemenherzen, sind an der Kiemenarterie noch besondere Anhangsgebilde angebracht (Fig. 159. *av*, Fig. 164. *re*), welche als Ausstülpungen der Kiemenarterie erscheinen und von dem in die Kiemen tretenden venösen Blute in gleicher Weise bespült werden, wie die Bojanus'schen Drüsen der Muschelthiere. Bei den Excretionsorganen wird von diesen Gebilden noch weiter die Rede sein.

Wenn man auch in den erwähnten venösen Blutbehältern ein mit geschlossenen Wandungen versehenes Venensystem erkennen möchte, so fehlen doch auch wirkliche Blutlacunen nicht. Sie zeigen sogar eine grosse Verbreitung, ganz ähnlich wie bei den übrigen Molluskenclassen. Einen grossen Blutraum stellt die Leibeshöhle vor, und die sämmtlichen in ihr liegenden Organe werden vom Venenblut gebadet. In diesen Blutraum münden verschiedene Venen ein, und er steht ausserdem durch zwei Canäle mit der grossen Hohlvene (Vena cephalica) in Verbindung.

Die musculöse Natur der Wandung der Kiemenherzen wurde von Milne-Edwards erwähnt, von v. Hessling histiologisch nachgewiesen. (Beiträge zur Lehre von der Harnabsonderung, Jena 1854). Die energischen Pulsationen dieser Organe sind an lebenden Thieren sehr leicht zu beobachten. Durch die Kiemenherzen erscheinen mehrere Abschnitte des Gefässsystems contractil, wodurch an einen niederen Zustand, ähnlich wie er bei Anneliden sich ausspricht, erinnert wird. Wir werden auch diese Einrichtung als eine Vererbung anzusehen haben, wenn sie auch bei den Tetrabranchiaten verloren gegangen ist.

Ueber die Kreislaufsorgane der *Cephalopoden* vergl. Delle Chiaje (Memorie etc.). Am genauesten ist die Darstellung des gesammten Apparates, namentlich auch des früher weniger berücksichtigten venösen Abschnittes desselben von Milne-Edwards. Ann. des sc. nat. III. III. Auch in der Voyage en Sicile von Milne-Edwards, Quatrefages und Blanchard. Tome I.

Ueber Communicationen der blutführenden Canäle mit dem umgebenden Medium liegen verschiedene, zum Theile sich entgegenstehende Angaben vor. Bei Nautilus sollen zwei Spalten in den Pericardialsinus führen (Keferstein), bei den Dibranchiaten dagegen ist eine Verbindung der die Venenanhänge umschliessenden Säcke mit dem Pericardialsinus, und dadurch eine mittelbare Communication mit dem Wasser behauptet worden. Eine solche Wassereinfuhr wurde von Milne-Edwards und Anderen in Abrede gestellt. Die Sache scheint jedoch neuer Untersuchungen zu bedürfen. Ueber die wasserführenden Hohlräume des Cephalopodenkörpers vergl. Krohn (A. A. Ph. 1839. S. 356), welchem Autor zufolge die Seitenzellen, welche die Venenanhänge einschliessen, mit den Bluträumen communiciren. Bei den Octopoden stehen auch die Geschlechtsorgane mit diesen Räumen in Zusammenhang. Von der Ovarialkapsel aus erstreckt sich ein Canalpaar zu einem den knopfförmigen Anhang des Kiemenherzens umschliessenden Raume, der wieder mit dem Nierensacke communicirt.

Athmungsorgane.

§ 169.

Der Aufenthalt der Mollusken im Wasser lässt die in diesem Thierstamm verbreiteten Athmungsorgane als Kiemen erscheinen. Auch da, wo mit einer Aenderung des Aufenthalts das Organ sich rückgebildet hat und völlig verschwand, wird die Luftathmung von denselben Theilen besorgt, an denen sonst die Kieme angebracht war, wie z. B. in der kleinern Abtheilung der Pulmonaten.

Die Kiemen sind immer Fortsätze des Integumentes und besitzen somit ursprünglich eine oberflächliche Lagerung, die wohl durch Duplicatureu anderer Hautregionen — Mantelbildungen — überdeckt, und so in einer besondern Höhlung — der Kiemenhöhle — geborgen sein können, aber niemals mit einem andern Organsystem sich verbinden, wie die Athmungsorgane mancher Würmer und der Wirbelthiere mit einem Abschnitte des Tractus intestinalis.

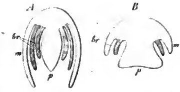
Die bezüglichen Organe müssen in zwei Abtheilungen gebracht werden. Die eine ist bei den *Brachiopoden* entfaltet, deren Arme als Kiemen aufzufassen sind. An diesen sind es zunächst die tentakelartigen Fädchen, welche zur Vermittelung der Athmung günstige Verhältnisse darbieten, und mit den die Arme durchziehenden Blutsinussen in Communication stehen. Inwiefern diese Organe, die im Bereiche der Mollusken isolirt stehen, in anderen Abtheilungen Homologa besitzen, ist nicht mit Gewissheit zu sagen, doch besteht einige Wahrscheinlichkeit, dass die Tentakel der Bryozoën unter den Würmern hierher zu rechnen sind. Besonders die durch einen Lophophor ausgezeichneten Formen stellen sich dem Verhalten der Brachiopodenarme nahe. Dass ausser den Armen auch noch der Mantel eine respiratorische Bedeutung besitzt, ist bei den Ecardines wahrscheinlich, da hier durch Faltenbildung eine Oberflächenvergrösserung stattfindet.

§ 170.

Als morphologisch von den Armen der Brachiopoden ganz verschiedene Gebilde erscheinen die Kiemen der *Otocardier*. Es sind nicht mehr terminale, sondern seitlich am Körper befindliche Fortsätze, die in dem wenigst veränderten Zustand zwischen Mantel und Fuss entspringen. Sie bieten sowohl an Ausdehnung des ganzen Apparates als auch in Bezug auf Zusammensetzung aus einzelnen Fortsätzen eine lange Reihe vielartiger Modificationen. Unter den *Lamellibranchiaten* stellen sie blattartige Gebilde dar, die zwischen Mantel und dem mit dem Fuss endigenden Eingeweidesack entspringend, in die vom Mantel beiderseits umschlossene Höhle einragen (Fig. 160. *A.br*). Ihr freier Rand ist gegen die Ventralfläche gerichtet. Fast alle Muschelthiere besitzen zwei Paare solcher Kiemen, ein inneres, medianes und ein äusseres, lateral gelagertes Paar. Das erstere ist häufig das grössere. Mit Ausnahme

von Anomia, bei der durch Anpassung auch zahlreiche andere Modificationen der Organisation entstanden sind, ist die Anordnung der Kiemen mehr oder minder symmetrisch. Jedes Kiemenblatt entwickelt sich aus einer Reihe neben einander hervorsprossender Fortsätze, die bei vielen (z. B. den Arcaceen) auch ferner isolirt bleiben, und einzelne parallel neben einander gelagerte Kiemenfäden vorstellen. In dieser Art des ersten Auftretens wird der Anschluss an die Kiemenbildungen der andern Abtheilungen erkannt. Bei der Mehrzahl dagegen geht die Kieme aus jenem embryonalen Zustande in einen andern über, indem die Kiemenfäden sich untereinander verbinden. Die Vereinigung der abgeplatteten mit der Fläche gegen einander gerichteten Fäden oder Blättchen zu einem »Kiemenblatte« geschieht bald nur durch Verkleben der Fäden, bald auch durch Verwachsung, indem von jedem Kiemenfaden aus wulstartige Vorsprünge in regelmässigen Abständen gegen einander treten und verschmelzen. Da zwischen diesen Verbindungen feine Spalten übrig bleiben, durch welche das Wasser zwischen die Fäden tritt, so erhält jedes Kiemenblatt eine gegitterte Beschaffenheit. Jeder Kiemenfaden stellt gleich von seinem ersten Auftreten an keine einfache und solide Verlängerung vor, sondern bildet vielmehr eine Schleife, und umschliesst damit einen Raum (den Intrabranchialraum), der mit dem Verwachsen der Kiemenfäden das ganze Kiemenblatt durchzieht und durch die zwischen den Fäden bleibenden Spalten nach aussen communicirt. Das durch letztere eintretende Wasser sammelt sich in einen an der Befestigungsstelle des Kiemenblattes befindlichen Canal, durch den es am hinteren Körperende wieder ausgetrieben wird.

Fig. 160.



Jedes Kiemenblättchen umschliesst neben den blutführenden Canälen einen Stützapparat, der aus kurzen hinter einander gereihten Chitinstäbchen besteht, die somit in jeder Kiemenlamelle mehrfache Querreihen bilden.

Die Oberfläche sämmtlicher Kiemen wird von einem ausgezeichneten Wimperepithel überkleidet. Reihen grosser Cilien ziehen sich der Länge nach an den leistenartigen Vorsprüngen der Kiemen herab, und dicht stehende feinere Cilien ordnen sich dazwischen und vollenden den zur Unterhaltung einer beständigen Wasserströmung thätigen Apparat. Sie überziehen auch die Intrabranchialräume und erscheinen in ihrer Bewegung vom Willen des Thieres unabhängig, da auch noch abgerissene Stücke des Epithels längere Zeit hindurch die Wimpererscheinung äussern. Am freien Rande jedes Kiemenblattes besteht eine durch Einbuchtungen jedes einzelnen Kiemenblättchens gebildete, mit längeren Cilien ausgekleidete Rinne, in der eine zum Munde führende Wasserströmung erzeugt wird. Damit stehen diese Organe in engerer Beziehung zur Nahrungsaufnahme.

Fig. 160. Schematische Darstellung der Homologien des Lamellibranchiaten- (A) und Gasteropodentypus (B). Senkrechte Durchschnittsbilder. m Mantel. p Fuss. br Kiemen.

Bedeutende Modificationen entstehen durch Verwachsung der Kiemen. Diese findet sich besonders da, wo die Kiemen sich über den Eingeweidesack hinaus erstrecken; sie ist entweder eine unmittelbare Vereinigung, oder sie kommt durch eine besondere Membran zu Stande, welche die beiderseitigen Kiemen verbindet. Am meisten ist diese Verwachsung bei den sichelförmig gekrümmten Kiemenblättern von Anomia ausgeprägt, wo der ganze Kiemenapparat von dem sehr reducirten Eingeweidesacke sich entfernt hat, und nicht mehr auf die Seiten vertheilt erscheint.

Durch die Einlagerung der Kiemen in die Mantelhöhle wird die letztere zur Athemhöhle. Aus dieser Beziehung gehen von Seite des Mantels mannichfache Umgestaltungen hervor, die als Anpassungen erklärt werden müssen. Sie äussern sich vornehmlich in Verwachsung der beiderseitigen Manteländer, wodurch ein Abschluss der Athemhöhle erzielt wird, ferner in Auswachsen der noch offen bleibenden Stellen des Randes in röhrenförmige Verlängerungen, die Siphonen. Auf diese Verhältnisse ist bereits oben (S. 480) näher eingegangen worden.

Der Kiemenapparat der *Cephalophoren* bietet bei noch grösserer Mannichfaltigkeit der einzelnen Vorrichtungen im Allgemeinen dieselben Verhältnisse wie bei den Muschelthieren dar, indem er in seiner typischen Form aus parallel aneinander gereihten Blättchen oder auch mehr cylindrischen Fortsätzen besteht, die von der Oberfläche des Körpers vorragen, und damit vom umgebenden Medium, dem Wasser, umspült sind, während ihr Inneres vom Blutstrome durchkreuzt wird. Noch mehr wird diese Uebereinstimmung durch die Lagebeziehungen ausgedrückt, denn beim Bestehen eines Mantels lagern die Kiemen unter diesem, so dass sie in denselben Verhältnissen zu Mantel und Fuss wie bei den Lamellibranchiaten getroffen werden (vergl. Fig. 160. *B. br*). Sowohl in der Zahl als in der Ausdehnung ergeben sich gegen die Muschelthiere bedeutende Beschränkungen, und dasselbe gilt auch vom Baue, der gegen jene bedeutend einfacher ist. Niemals existiren in deutlicher Weise mehr als zwei Kiemen an der Stelle der vier Kiemenblätter der Lamellibranchiaten. Gewöhnlich zeigt sich eine Kieme verkümmert, und es bietet nur die der andern Seite eine grössere Ausbildung dar. Die verkümmerte Kieme rückt dann meist nahe an die andere heran, und tritt in assymmetrische Lagerung, die von der Bildung des wiederum mit der Entwickelung einer Schale in Zusammenhang stehenden Mantels abhängig erscheint.

Was den Bau der Kiemen betrifft, so erscheinen sie bald als einfache Falten des Integuments (so z. B. bei Pteropoden), oder sie treten als blättrige, ein kammförmiges Organ darstellende Fortsätze auf, die wieder secundäre Falten oder leistenartige Erhebungen tragen können. Eine symmetrische Anordnung bieten die Kiemen bei den Patellen und Chitonen dar, wo sie einen zwischen dem Fusse und dem saumartig vorspringenden Mantel angeordneten Blättchenkranz bilden, der diese Abtheilung als Cyclobranchiata bezeichnen liess. Dieses noch am meisten an die Anordnung bei den Muschelthieren erinnernde Verhalten besteht auch bei Phyllidia u. a. Bei den meisten übrigen ist es verloren gegangen. Fissurella und Emarginula besitzen noch zwei seitliche Kiemen in der Mantel-

höhle, bei Haliotis sind beide Kiemen zusammen auf einer Seite gelagert. Zumeist ist es die linke Kieme, welche rückgebildet erscheint (Nebenkieme), indess die rechte die Hauptkieme vorstellt. Wenn die Kiemen schon anfänglich unter dem Mantel gelagert erscheinen, so treten sie mit der von letzterem ausgehenden Bildung einer Kiemenhöhle in engere Beziehung zu demselben, wie dies schon bei den Aplysien und Pleurobranchiaten, mehr bei Bulliden und vollständiger bei den Prosobranchiaten der Fall ist. Die Mantelhöhle oder ein besonderer Abschnitt derselben hat sich hier zur Kiemenhöhle umgestaltet, zu welcher meist nur durch einen als Athemloch bezeichneten Ausschnitt am Rande der Zugang gestattet ist. Indem dieser Theil des Mantelrandes in einen rinnenförmigen Fortsatz auswächst, bildet sich ein Zuleiteapparat für das der Athmung dienende Wasser, analog den Siphonen der Muschelthiere, und danach ebenso benannt.

An diese Einrichtungen schliessen sich zwei andere sehr divergirende Bildungszustände an. Der eine davon findet sich bei den Gymnobranchiaten verbreitet, bei denen mit dem Fehlen einer Manteldupticatur als Kiemen fungirende Organe auf dem dorsalen Integumente verbreitet sind, oder an beschränkteren Stellen desselben vorkommen. Diese Anhänge bestehen entweder jederseits aus einer einfachen oder mehrfachen Reihe papillenartiger Fortsätze (Aeolidie), oder sie werden durch Modificationen der ersteren, aus blattförmig oder auch büschelförmig verästelten Gebilden vorgestellt (Tritonia, Scyllaea), die gleichfalls eine reihenförmige Anordnung zeigen, oder sie beschränken sich auf eine die Analöffnung umstehende rosettenförmige Gruppe solcher Gebilde (Doriden) (Fig. 161. *br*). Wie in den Kiemenblättchen der Prosobranchiaten und einer Anzahl der Opisthobranchiaten Blut der Respiration unterworfen wird, welches dann durch Venenwurzeln in einen in den Vorhof des Herzens führenden Gefässtamm tritt, so wird auch in den eben aufgeführten Anhängen Blut aus der Leibeshöhle eingeführt, um in rückführenden Gefässen (Kiemenvenen) wieder zum Herzen zu gelangen. Diese Uebereinstimmung im Verhalten zu den Blutgefässen macht es zweifellos, dass jene Integumentfortsätze einer respiratorischen Function vorstehen. Ob sie aber auch Homologa der Kiemen sind, und nicht etwa blos aus Anpassungen hervorgegangene Differenzirungen des Integuments, ist nicht mit derselben Bestimmtheit festzustellen, obwohl auch für erstere Möglichkeit sehr triftige Gründe gefunden werden. Diese liegen vorzüglich in der Thatsache, dass alle jene Gymnobranchiaten in frühen Entwickelungszuständen durch den Besitz einer Schale mit den schalentragenden Prosobranchiaten vollkommen übereinstimmen. Dadurch weisen sie nicht nur auf eine mit jenen gemeinsame Abstammung,

Fig. 161.



Fig. 161. *Ancula (Polycera) cristata* von der Rückenfläche. *a* Afteroffnung. *br* Kiemen *t* Tentakel. (Nach ALDER und HANCOCK.)

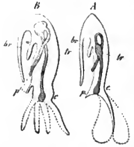
im Allgemeinen hin, sondern lassen auch sehr wahrscheinlich erscheinen, dass die später auftretende, bei der Persistenz der Schale durch die Mantelhöhle eingeschränkte Kiemenbildung, mit dem Verluste der Schale in einer grösseren Ausdehnung stattfinden kann. Bei manchen Gasteropoden kommt es gar nicht zu einer Entwickelung dieser Anhänge, und dann wird das gesammte Integument die sonst ihm local zukommende respiratorische Function übernehmen, wie z. B. bei Phyllirhoë, oder bei Pontolimax und Aetaeon, welch letzterer zumal in einer lateralen Verbreiterung des Integuments eine bedeutende Oberflächenvergrösserung besitzt.

Die andere aus der zuerst vorgeführten Einrichtung des Athmungsapparates hervorgehende Modification begründet sich auf die Entwickelung des respiratorischen Canalsystems in der Wandung der Mantelhöhle. Bei manchen Kiemenschnecken verbreitet sich jenes Netzwerk von Canälen auch über die Kiemen hinaus in benachbarte Theile der Kiemenhöhle, die dadurch an der Athmungsfunction sich betheiligen kann. Durch einen solchen von der Mantelhöhle gebildeten und von einem respiratorischen Canalsysteme begrenzten Hohlraum bildet sich durch Anpassung der Uebergang zu einer andern Art der Athmung, der Luftathmung. Die Mantelhöhle oder vielmehr ein Theil ihres vom übrigen gesonderten Raumes wird zur Lunge. Ein solches den für das Leben im Wasser organisirten Mollusken fremdes Organ ist in einzelnen Fällen mit Aenderung der Lebensweise entstanden, und ist eine erworbene Bildung. Zugleich mit einer Kieme findet sich eine Lunge bei Ampullaria, wo sie einen parallel mit der Kieme gelagerten, mit contractiler Mündung versehenen Sack vorstellt. Ganz verloren gegangen ist die Kieme bei der landbewohnenden Gattung Cyclostoma, welche wie Ampullaria im Baue mit Kiemenschnecken übereinstimmt. Endlich treffen wir einen Theil der Mantelhöhle in eine Lunge umgewandelt bei den das Land bewohnenden oder im Süsswasser lebenden *Pulmonaten*; die Luftathmung ist hier die ausschliessliche. Als Lunge erscheint eine vom Mantel überwölbte Cavität, welche durch eine seitlich am Mantelrande befindliche, durch stark entwickelte Muskulatur verschliessbare Oeffnung mit der Aussenwelt communicirt. Ein Theil der Decke dieser Mantelhöhle wird von einem reichen leistenförmige Vorsprünge bildenden Gefässnetze durchzogen, und in diesem sammeln sich rückführende Canäle zu einem zum Vorhofe des Herzens führenden Gefässtamme.

Die dritte Classe der Otocardier, die der *Cephalopoden*, bietet in dem Verhalten der Kiemen wieder engern Anschluss an die Mehrzahl der übrigen. Die Kiemen nehmen ihre Entstehung zwischen Mantel und Fuss (vergl. Fig. 130—134. *b*) in ganz ähnlicher Weise, wie sie bei manchen Gasteropoden dauernd erscheinen. Erst mit der Entwickelung des Mantels rücken sie in die Tiefe. Sie lagern dann in einer Mantelhöhle, die nicht, wie bei den meisten Cephalophoren vorne, sondern wie bei den Pteropoden, an der bei Vergleichung des Thiers mit den Cephalophoren der Hinterseite gleich zu setzenden Fläche sich öffnet. (Siehe Fig. 162. *A. B. br.*) Bei allen sind die Kiemen symmetrisch angeordnet, vier sind bei Nautilus, bei allen übrigen lebenden Cephalopoden nur zwei vorhanden.

Jede Kieme bietet meist eine pyramidale Gestalt dar, mit der Spitze nach aussen gerichtet, mit der Basis nach innen. Sie besteht entweder aus dicht aneinander liegenden, sich allmählich gegen die Spitze hin verjüngenden Blättchen (Nautilus und die meisten *Loliginen*), oder aus vielfach gewundenen Hautfaltengruppen, welche zwischen den beiden am Kiemenrande sich hinziehenden Kiemengefässstämmen ihren Ursprung nehmen (Octopoden).

Fig. 162.



Der Athmungsmechanismus combinirt sich hier auch mit der Ortsbewegung der Thiere. Bei jedesmaliger Erschlaffung der Muskulatur des Mantelrandes strömt Wasser in die Kiemenhöhle durch deren Spalte, namentlich zu beiden Seiten des Trichters, und wird nach Bespülung der Kieme durch die Contractionen des Mantels wieder ausgetrieben. Es schliesst sich dabei die Spalte der Athemhöhle, so dass nur noch der Trichter als Ausweg besteht, der dann dem Wasser zum Durchtritte dient und sich beim Ausstossen desselben activ betheiligt.

Für die Verrichtung der Athmung sind bei den *Lamellibranchiaten* ausser den Kiemen noch die Innenflächen der beiden Mantellamellen von Bedeutung, und ebenso muss auch die beim Circulationsapparate beschriebene Wasseraufnahme als ein respiratorischer Factor angesehen werden. Die letztere wird, auch für die Cephalophoren und Cephalopoden, nochmals bei den excretorischen Apparaten berücksichtigt werden. — Bezüglich der sehr complicirten Kiemenstructur sind ausser den von Langer (op. cit.) für Anodonta gemachten Angaben, die Untersuchungen von Williams (Ann. Mag. N. hist. 1854), ferner von Lacaze-Duthiers (Ann. sc. nat. IV. v.) von Wichtigkeit, obgleich sie nicht ganz mit einander übereinstimmen, und noch mehrere Puncte in Frage lassen. — Das Verhalten der beiden Lamellen der Kiemenblätter an der Basis ist ein verschiedenes, häufig ist die innere Lamelle an der inneren Kieme oder auch die äussere an der äusseren dort nicht festgewachsen, so dass der ausführende Wassercanal längs einer Seite ungeschlossen bleibt (Pecten, Mytilus). Die Kiemen können auch noch in andere Functionen eintreten. Indem bei den Najaden die äusseren Kiemenblätter die Eier aufnehmen und in sich entwickeln lassen, dienen sie als Brutbehälter. Aus solchen Verhältnissen einen Grund gegen die respiratorische Function ableiten zu wollen, ist unstatthaft. Viel belangreicher ist hierfür die Angabe Leydig's, der in den Kiemenblättchen von Cyclas die Bewegungen von Blutkörperchen vermisst hat.

Die Anordnung der Kiemen bei den *Cephalophoren* sowie ihre Einlagerung in eine Kiemenhöhle steht mit der Ausbildung des Mantels, sowie mit der Entwickelung der Schale in unmittelbarem Zusammenhange. Wo wir flache, napfförmige Gehäuse finden, ist auch die Mantelhöhle nur seicht und lässt die Kieme in oberflächlicher Lagerung erscheinen. Eine Ausnahme macht Valvata, deren gefiederte Kieme hervorstreckbar ist. Von den verschiedenen Zuständen der Kiemenhöhle ist die Andeutung einer Duplicität bei Turbo besonders bemerkenswerth. Durch Verschmelzung des Mantels mit dem

Fig. 162. Schematische Darstellung der Homologien des *Pteropoden-* (*A*) und *Cephalopoden-*typus (*B*). Senkrechte Durchschnittsbilder, der Kopf des Thieres ist nach unten gerichtet. *c* Kopftheile bei *A* mit den Andeutungen der Kopfflossen, bei *B* mit den Andeutungen der Arme versehen. *tr* Darmcanal. *br* Kieme. *p* Fuss.

Rücken des Thiers besteht hier eine, die Mitte der Athmungshöhle durchziehende Scheidewand, welche jederseits eine Kieme trägt. In zwei unvollständig getrennte, je eine Kieme bergende Fächer ist die Athmungshöhle bei Phasianella getheilt. Indem beide Kiemen nahe an der Scheidewand lagern, kann eine Verschmelzung beider Kiemen eintreten, und so ist es nicht unwahrscheinlich, dass ein Theil der doppelt gefiederten Kiemen daraus hervorgegangen ist. Doch fehlt es zur Feststellung dieser Auffassung vorläufig noch an den vermittelnden Uebergangsformen. Gewöhnlich nimmt die Kieme ihre Lagerung in der linken Seite der Mantelhöhle ein. Wo zwei Kiemen vorkommen (Dolium, Harpa, Cassis, Buccinum, Murex, Voluta, Oliva, Nassa, Conus, Vermetus), ist die rechte gleichfalls linkerseits gelagert. Diese rechte Kieme fehlt bei Siguretus und Nerita. Die zur Nebenkieme verkümmerte linke bietet in der Regel andere Formverhältnisse als die rechte Kieme dar. Bald ist sie schmal, bandförmig (z. B. bei Littorina, Natica, Pteroceras u. a.), bald wieder breit (z. B. bei Cassis), sehr häufig ist sie doppelt gekämmt, indess die Hauptkieme einfach kammförmig erscheint. Der durch die Siphonenbildung des Mantels dargestellte Zuleitungsapparat für das Wasser, bietet ebenfalls reiche Verschiedenheiten, die meist die Länge des Sipho betreffen. Derselbe wird jedoch dann nur von einer Halbrinne dargestellt, die niemals durch Verwachsung zum vollkommenen Canale sich gestaltet, so dass die Einrichtung von jener der Lamellibranchiaten wesentlich verschieden ist. Auch liegt dieser Sipho immer am vorderen Theile des Mantels, linkerseits entsprechend der Lage der Kiemen. Für eine regelmässige Strömung des Wassers sorgt die Wimperauskleidung.

Die *Heteropoden* schliessen sich hinsichtlich der Kiemen enger an die Prosobranchiaten an, denn bei Atlanta liegt ganz wie bei letzteren eine aus hintereinander liegenden Lamellen gebildete Kieme in der Mantelhöhle. Bei der mit einer kleinen nur die Eingeweide bergenden Schale versehenen Carinaria zeigt die Kieme noch eine ähnliche Lagerung, sie besteht aber aus längeren, faltenbesetzten Fortsätzen, die aus der ganz seichten Mantelhöhle vorstehen. Bei den Pterotracheen, wo mit der Schale auch ein Mantel fehlt, bilden dieselben Kiemenfäden wie bei Carinaria ein neben dem Eingeweidebeutel frei vorragendes, zuweilen sehr reducirtes Büschel, und bei Firoloides sind sie gänzlich verschwunden.

Bei Dentalium fehlt die Kieme; auch bei den *Pteropoden* fehlt häufig jede Kiemenbildung, von den nakten Pteropoden z. B. bei Clio, von den beschalten bei Chreseis und Cleodora. Pneumodermon besitzt Kiemen in Form von gefalteten Lamellen, die als Anhänge des hinteren Körperendes sich darstellen. Bei Hyalea bildet die Kieme einen bogenförmig angeordneten, aus Falten gebildeten Vorsprung in die Mantelhöhle, in welcher ein regelmässiges Einströmen auf der einen und Ausströmen auf der andern Seite, durch ein schild- oder auch halbmondförmiges Wimperorgan besorgt wird. Dasselbe fehlt auch jenen Gattungen nicht (vergl. Fig. 168 b), denen die Kieme abgeht, so dass hier also wohl die Mantelhöhle allein der Respiration vorsteht.

Zum Verständnisse der oben dargelegten Ansicht von der morphologischen Kiemennatur der Rückenanhänge der Gymnobranchiaten hat man noch die grosse Verbreitung dieser Gebilde unter den verschiedensten Formzuständen in Erwägung zu ziehen. Sie werden also eine gemeinsame Abstammung von Einer Grundform besitzen. Ferner hat man in Betracht zu nehmen die Beziehungen zum Circulationssystem. Würden sie blosse Anpassungen und keine aus Kiemen abstammende, keine ererbten Einrichtungen sein, so müsste man einen Zustand voraussetzen, in dem das Thier ganz kiemenlos existirte, ähnlich wie z. B. bei Phyllirhoe es der Fall ist. Aber dann besteht auch kein Kiemenvenenapparat, und dieses bei den Gymnobranchiaten so entwickelte Canalsystem würde dann als ein später gebildetes, gleichfalls erst für die Abtheilung erworbenes Organsystem sich darstellen. Da endlich die Bildung bilateraler Kiemen bereits in der unter den Gasteropoden stehenden Abtheilung der Muschelthiere vorkommt, und bei den Gasteropoden zudem in grosser Verbreitung existirt, so rechtfertigt sich auch die Annahme

bilateraler Kiemengebilde für die Gymnobranchiaten. Bezüglich des eigenthümlichen Verhaltens der als Kiemen zu deutenden Rückenanhänge, besonders hinsichtlich ihrer Vertheilung über eine grosse Fläche des Rückens, muss man wohl beachten, dass diese Bildung erst nach Abwerfen des embryonalen Gehäuses erfolgt. Da mit diesem die begonnene Mantelbildung wieder verschwindet, verliert sich damit die Grenze, welche sonst der Sprossung einzelner Kiemenblättchen gesetzt ist, und es erfolgt ähnlich wie bei den Lamellibranchiaten eine Sprossung in der ganzen Länge des Rückens, auf beide Seiten vertheilt. Die ausserordentliche Mannichfaltigkeit der einzelnen Verhältnisse dieser Anhänge (z. B. bei Glaucus, Aeolidia, Fiona, Calliopoea, Tritonia) ist auf Differenzirungen primitiver einfacher Gebilde zurückzuführen, die dann nur relativ untergeordneter Art sind, ebenso wie die Beziehungen zu den Verästelungen des Darmcanals, die bei vielen in sie hineintreten (vergl. oben S. 530). Weiter von den Aeolidiern entfernt stehen die Doriden, bei denen die Kiemenbildung sich auf die die Analöffnung begrenzende Rückengegend beschränkt hat. Dieser Zustand muss als eine fernere Modification betrachtet werden. Eine Uebergangsform stellt Heptabranchus dar, indem hier die Kiemen weiter vom After entfernt, in einem nach vorne offenen Halbkreise geordnet erscheinen. Die bei den Doriden nicht selten vorkommenden seitlichen Anhänge (z. B. bei Ancula, Triopa), die man den Rückencirren der Aeolidier für gleichwerthig halten könnte, müssen als völlig von diesen verschiedene Gebilde beurtheilt werden. Es sind blosse Hautfortsätze, die mit Kiemenvenen in keiner Beziehung stehen. Man hat somit keinen Grund, aus dem Vorkommen dieser Fortsätze mit dem Vorhandensein von Kiemen die oben geäusserte Ansicht bekämpfen zu wollen.

Die bei den *Pulmonaten* bestehende Einrichtung steht zu der bei den Kiemenschnecken gegebenen keineswegs in demselben Verhältnisse, wie etwa bei den Arthropoden die Tracheen der Insecten sich zu den Kiemen der Krebse verhalten, denn die Lungen der Pulmonaten sind keine eigentlichen Neugebilde, sondern nur Modificationen der Kiemenhöhle oder eines Theiles derselben bei nicht mehr sich entwickelnder Kieme. Die Homologie der Lungenhöhle mit der Kiemenhöhle wird auch durch die Duplicität der ersteren unterstützt, indem bei Limax maximus (nach LAWSON) zwei durch ein Septum getrennte Cavitäten als »Lunge« bestehen sollen. Der bei den Arthropoden so scharf ausgeprägte Gegensatz in den beiderlei Athmungsorganen besteht daher nicht bei den Mollusken. Die allmähliche Anpassung an die Luftathmung zeigt sich bei den Pulmonaten in stufenweiser Ausprägung. Die im Wasser lebende Gattung *Ancylus* entbehrt zwar der Kiemen, obgleich auch keine bestimmte Lungenhöhle vorhanden ist, die Athmung ist jedoch gleich jener der Kiemenschnecken. Andere, seichte Gewässer bewohnende Pulmonaten (Lymnäen, Planorben etc.), können im Jugend-Zustande gleichfalls der Luft entbehren, wie leicht nachweisbar ist. Indem also auch hier eine Respiration im Wasser (d. h. der im Wasser enthaltenen athmosphärischen Luft) besteht, entsprechen sie dem bleibenden Zustande von Ancylus, und erinnern an den ursprünglich allen Cephalophoren gemeinsamen Zustand. Der Uebergang von der Wasserathmung zur Luftathmung findet jedoch auch hier nicht plötzlich statt, und es ist in dieser Beziehung sehr bemerkenswerth, dass bei Manchen, z. B. den Lymnaeen etc., die in die Mantelhöhle aufgenommene Luft keineswegs ausschliesslich der Respiration dient, sondern auch einen hydrostatischen Apparat herstellen hilft, der für die Bewegungen des Thiers im Wasser von Bedeutung ist. Auch bei den landbewohnenden Pulmonaten ist die Beziehung zum Leben im nassen Medium noch nicht völlig aufgegeben, wie aus der Vorliebe der Meisten für feuchte Localitäten hervorgeht. Selbst die an trockenen Orten sich aufhaltenden oder sogar dem Sonnenbrande der heissen Zone ausgesetzten Gattungen zeigen den Einfluss grösserer Feuchtigkeit der Luft. Die Verknüpfung dieser Erscheinungen mit anderen Organisationseinrichtungen der Gasteropoden, mindert nicht den Werth, den sie für die Beurtheilung der Respirationsverhältnisse dieser Classe besitzen.

Excretionsorgane.

§ 171.

Die Excretionsorgane der Mollusken müssen in solche getrennt werden, die innerhalb einer grösseren Anzahl von Thierstämmen vorkommen und auch in diesem Stamme typisch geworden sind, und dann in solche, die nur in kleineren Abtheilungen verbreitet, aus Anpassungen der mannichfachsten Art abgeleitet werden können. Während die letzteren für die vergleichende Anatomie von untergeordneter Bedeutung sind, treten die ersteren bei den Mollusken in um so höherem Werthe auf, als sie in den einzelnen Classen in zahlreichen und oft nicht leicht erkennbaren Modificationen bestehen.

Das typische Excretionsorgan der Mollusken ist den unter den Würmern verbreitet getroffenen Organen homolog, die dort als nierenartige bezeichnet wurden, und bei den Annulaten als Schleifencanäle erscheinen. Wir finden sie auch bei den Mollusken als Canäle, die mit einer äusseren Oeffnung beginnen und auf kürzerem oder längerem Wege in die Leibeshöhle ausmünden. Diese innere Mündung ist meist durch besondere Vorrichtungen, am häufigsten, vielleicht regelmässig, durch Wimperbesatz ausgezeichnet. Schon durch diese durch sie vermittelte Communication der Binnenräume des Körpers mit dem umgebenden Medium vermögen sie der Wassereinfuhr in den Körper zu dienen, sowie sie auch sonst noch anderen Verrichtungen vorstehen können, wie ihre Homologa bei den Würmern. Sie sind daher keineswegs in ihrer Beziehung zur Excretion beständig. Wo die letztere ihnen zugetheilt ist, treffen wir an den sonst einfacheren Canälen Umbildungen, besonders hinsichtlich der Wandungen, an denen ein drüsiger Bau sich erkennen lässt. In solchen Fällen können sie zufolge der chemischen Constitution ihrer Producte geradezu als »Nieren« betrachtet werden. Die mikroskopische Untersuchung weist dann immer Secretionszellen nach, deren Inhalt aus granulären oder concentrisch geschichteten Concrementen gebildet wird, wie solche auch in den Harnausscheidungen anderer Thiergruppen eine grosse Rolle spielen.

Am wenigsten modificirte Verhältnisse bieten die *Brachiopoden* dar. Die bezüglichen Organe sind entweder zu zwei Paaren oder nur in einem Paare vorhanden. Ersterer Fall besteht bei Rhynchonella, wo zwei Canäle der sogenannten dorsalen zwei der ventralen Hälfte angehören. Die dorsalen fehlen bei Lingula und den Terebratuliden. Die meist in der Nähe der Armbasis nach aussen geöffneten Canäle münden nach bogenförmigem Verlaufe in die Leibeshöhle mit einer durch radiale Faltungen ausgezeichneten trichterförmigen Erweiterung (vergl. oben Fig. 149. *r*) Diese Mündung durchsetzt das Ileoparietalband und ist dadurch gegen den Pericardialraum gerichtet.

Obgleich die Wandungen dieser Canäle durch Vorsprünge, zottenartige Fortsatze oder Faltungen eine drüsige Beschaffenheit zu besitzen scheinen, so ist bezüglich ihrer Function nur ihr Verhältniss zu den Geschlechtsorganen

einigermaassen bekannt, indem sie zur Ausleitung der Eier — als Oviducte — verwendet sind.

Für die Vergleichung dieser Organe, deren innere Ostien man eine Zeit lang als Herzen gedeutet hatte, bis HUXLEY die ganze Einrichtung als Excretionscanal erklärte, scheint mir die Beziehung zum Ileoparietalbande von grosser Wichtigkeit. Einmal wird dadurch auf Verhältnisse hingewiesen, die bei Würmern verbreitet vorkommen, indem da das innere Ende eines Schleifencanals gleichfalls durch eine in der Leibeshöhle ausgespannte Scheidewand tritt, welche zugleich den Darm mit umfasst. Eine Verschiedenheit besteht aber in der Lage des Dissepimentes zum bezüglichen Darmabschnitte, welche bei den Würmern eine senkrechte, bei den Brachiopoden für das Ileoparietalband eine horizontale ist. Da aber von diesem Bande aus sowohl ein über als ein unter dem Darm verlaufender Fortsatz (als dorsales und ventrales Mesenterium) ausgeht, so kann die Lagerungsbeziehung des genannten »Bandes« als eine durch allmähliche Schrägstellung eines ursprünglich senkrecht auf den Darm gerichteten Dissepimentes betrachtet, und damit die ganze Einrichtung vom Wurmtypus her abgeleitet werden. Das Ileoparietalband wäre hiernach der Rest eines Leibesseptums, welches seine Lagerung verändert hat, während ein anderes solches Septum — das Gastroparietalband — in seinen ursprünglichen Beziehungen verblieb. — Mit dieser Veränderung der Richtung steht noch eine andere Umänderung in Zusammenhang. Das Ileoparietalband trägt nämlich durch seine Neigung zur Bildung des Bodens eines Raumes bei, der einen Abschnitt der Leibeshöhle vorstellend, als Pericardialraum bezeichnet werden muss, wenn wir die am Gefässystem vorhandene sackartige Ausbuchtung als Herz bezeichnen. Damit gibt sich zugleich eine Verbindung mit den höheren Abtheilungen der Mollusken.

Gegen die Vergleichung dieser Canäle mit den Schleifencanälen der Würmer kann die Vertheilung der zwei Paare bei Rhynchonella insofern nicht aufgeführt werden, als »dorsale« und »ventrale« Theile der Brachiopoden keineswegs den gleichnamigen Regionen anderer Thiere, wie z. B. der Würmer entsprechen.

§ 172.

Bei den *Otocardiern* bietet das Excretionsorgan in allen wesentlichen Beziehungen dieselben Verhältnisse wie bei den Brachiopoden; aber es erleidet zahlreichere Modificationen, so dass nur noch die Verbindungen, die eine nach aussen, die andere nach innen gegen den Pericardialsinus, somit also die beiden Enden des ursprünglichen Canals übrig bleiben, indess der Canal selbst in Ausdehnung und Wandungen umgewandelt erscheint. In der Function erscheint er am häufigsten von excretorischer Natur, so dass er als Niere bezeichnet werden darf, wenn er auch noch anderen Verrichtungen vorsteht.

Das anatomische Verhalten dieses Organs ist für die einzelnen Classen der Otocardier in Folgenden vorzuführen:

Bei den *Lamellibranchiaten* ist es unter dem Namen des Bojanus'schen Organes bekannt und liegt als eine stets paarige, zuweilen in der Mittellinie zu Einer Masse verschmolzene Drüse auf der Rückseite des Körpers, der Kiemenbasis zunächst. Seine Substanz wird von einem gelblich oder bräunlich gefärbten schwammigen Gewebe gebildet, dessen Maschenräume häufig zusammenfliessen und so meist einen grösseren centralen Hohlraum darstellen.

Aus diesem führt jederseits eine Oeffnung in den Herzbeutel, während eine andere den Ausführgang vorstellt. Ein solcher kommt jeder Hälfte des Organes zu und liegt entweder in der Nähe der Geschlechtsöffnung, oder ist mit der Geschlechtsöffnung gemeinsam, oder endlich die Geschlechtsorgane öffnen sich in das Bojanus'sche Organ, so dass die Geschlechtsproducte durch letzteres nach aussen entleert werden. Dies ist der Fall bei Pecten, Lima, Spondylus. Vereinigte Ausführgänge besitzen Arca und Pinna. Getrennte Oeffnungen für Excretions- und Geschlechtsorgan zeigen Cardium, Chama, Mactra, Pectunculus, Anodonta, Unio u. a. Die faltig vorspringenden Wände oder das maschige Balkengewebe des Organes besitzen einen dichten Beleg von Secretionszellen, welche die schon oben berührten Concremente abscheiden und dadurch die Bedeutung des Organes als Niere kund geben. Das sein Inneres durchströmende Blut ist jenes, welches aus dem Eingeweidesacke, theilweise auch aus dem Mantel zurückgekehrt ist, um sich in einen venösen Blutsinus an der Kiemenbasis zu sammeln.

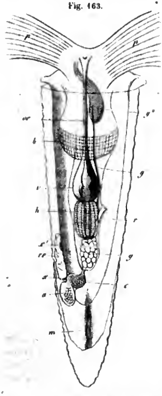
In grösserer Mannichfaltigkeit erscheint das Excretionsorgan bei den *Cephalophoren*. Es ist fast stets unpaar, auf einer Seite vorhanden, denn nur bei Dentalium ist es paarig, und verbindet damit zugleich Einrichtungen, die an jene der Lamellibranchiaten sich anschliessen. (Lacaze-Duthiers.) Die Rückbildung des einen Organs scheint mit andern Rückbildungen paariger Organe, z. B. der Kiemen, in Verbindung zu stehen. Soweit nähere Untersuchungen vorliegen, mündet es mit einer Oeffnung in den Pericardialsinus, mit einer andern nach aussen. Bei der Mehrzahl der Gasteropoden ist in dem Organe Harnsäure nachgewiesen worden. Das gilt besonders von den Pulmonaten, wo das Organ zwischen Herz und Lungenvenen gelagert ist, und durch die meist weissliche oder gelbliche Färbung sich leicht zu erkennen gibt. Diese Niere besitzt einen blättrigen oder schwammigen Bau und die sie zusammensetzenden Lamellen oder Balken tragen einen Beleg von grossen Secretionszellen, in denen sich verschieden geformte feste Concretionen bemerkbar machen.

Bei den Prosobranchiaten liegt die Niere zwischen Kieme und Herz, und eine ähnliche Lage besitzt sie bei den Gymnobranchiaten unter den Opisthobranchiern. Ein Ausführgang läuft in der Regel nach vorne und begleitet den Enddarm um neben ihm, häufig auch weit hinter der Analöffnung, auszumünden.

Bei manchen Gymnobranchiaten (z. B. bei Polycera) scheint die excretorische Bedeutung zurückzutreten, oder es erfolgt eine Abscheidung in flüssiger Form, da die oben erwähnten Concretionen fehlen. Die Niere erscheint hier (auch bei Phyllirhoë, Actaeon etc.) in Gestalt eines länglichen glashellen Schlauches, der nahe am Rücken in der Mitte des Körpers gelegen, sich vom Herzen aus ziemlich weit nach hinten erstreckt, eine mit Wimpern besetzte Oeffnung in den Pericardialsinus und eine andere, contractile, auf die Oberfläche des Körpers sendet. Ganz ähnliche Verhältnisse bieten auch die nackten Pteropoden (Pneumodermon Cliopsis) dar. Bei den schalentragenden Pteropoden, ebenso wie bei den Heteropoden, theilt die Niere, abgesehen von der Uebereinstimmung ihrer beiden vorerwähnten Mündungen, mit jenen der

Prosobranchiaten die Eigenthümlichkeit eines spongiösen Baues. Unter den Heteropoden ist sie bei Carinaria mit einem deutlichen Belege von Secretionszellen versehen, der bei den anderen durch eine helle Zellenschichte vertreten wird. Das Balkengerüste erscheint zugleich starr, während es der Niere sowohl bei Atlanta als bei den Firolen contractil ist, und energische Bewegungen vollführt. Auch unter den beschalten Pteropoden ist die Niere in dieser Richtung thätig, z. B. bei Chreseis (Fig. 163. *r*).

Fig. 163.



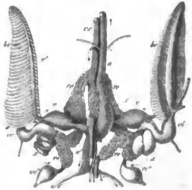
Da im Falle des Mangels von concrementhaltigen Secretionszellen die drüsige Natur dieses Organs zweifelhaft ist, darf um so grösseres Gewicht auf seine Beziehungen zur Einfuhr von Wasser gelegt werden, die zumal in diesen Fällen am bestimmtesten beobachtet ist. Die vom Organe ausgeführten Bewegungen bestehen dann nicht nur in einem Oeffnen und Schliessen des äusseren Ostiums, sondern auch in einem Weitertreiben des aufgenommenen Wassers und Mischung desselben mit dem aus dem Körperkreislaufe zu den Athmungsorganen rückkehrenden Blute, in dessen Stromgebiete das Organ immer seine Lage hat. Wenn die Wasseraufnahme durch das Excretionsorgan nur bei den angeführten Cephalophoren direct beobachtet ward, so ist dadurch noch nicht ausgeschlossen, dass sie bei den übrigen im Wasser lebenden Kiemenschnecken nicht ebenfalls bestehe. Nur bei den Landpulmonaten dürfte das Verhältniss ein anderes sein, doch besitzt die Niere auch hier ganz ähnliche Beziehungen zum Blutcanalsystem, da eine Entleerung von Blutflüssigkeit durch die Ausmündung der Niere sich nachweisen lässt.

Als nierenartige Excretionsorgane der *Cephalopoden* erscheinen die

Fig. 163. Organisation von *Chreseis striata*. *p p* Die Kopfflossen (nicht vollständig gezeichnet). *oe* Speiseröhre. *v* Magen, mit Andeutung der nach Innen vorspringenden Kauleisten. *r* Enddarm, in die Mantelhöhle ausmündend. *h* Leber. *a* Vorhof. *c* Herzkammer. *re* Niere. *x* Deren Oeffnung in den Pericardialsinus. *x'* Oeffnung in die Mantelhöhle. *b* Schildförmiges Wimperorgan in der Mantelhöhle. *g* Zwitterdrüse. *g'* Gemeinschaftlicher Ausführgang. *g''* Ruthentasche. *m* Hinteres Ende des Rückziehmuskels des Körpers.

sogenannten Venenanhänge oder »schwammigen Körper«, deren traubig oder lappig geformte Stücke die beiden zur Kieme gehenden Endäste der grossen Hohlvene bis zu dem Kiemenherzen besetzt halten (Fig. 159. *a.v*, Fig. 164. *ve*). Sie besitzen eine gelbliche oder bräunliche Färbung und lassen ihre Hohlräume mit jenen der betreffenden Vene communiciren, so dass sie gleichsam wie Ausstülpungen der Venenwand sich darstellen. Wir sehen also diese Organe in grösster Abhängigkeit von den genannten Gefässen. So sind die betreffenden Organe bei Nautilus an den vier Stämmen der Kiemenarterie (Aesten der Hohlvene) vorhanden, und bei manchen Dibranchiaten (den Sepien) können auch noch andere Venen, z. B. jene des Mantels, mit solchen Anhängen besetzt sein (vergl. Fig. 164). Bei Nautilus besteht das Parenchym der Venenanhänge aus dicht neben einander stehenden Drüsenschläuchen, die auf der Oberfläche ausmünden, und in ihrem Lumen freie Concremente erkennen lassen. Bei allen Cephalopoden ragen die Venenanhänge in die wasserführenden Seitenzellen ein, und zwar ist es das secernirende Parenchym, welches gegen diese die Oberfläche darstellt, so dass also die Absonderung in die Seitenzellen geschehen wird und die letzteren damit Theile der Excretionsorgane ausmachen. Wir können von diesem Gesichtspuncte aus jede Seitenzelle sammt den darin liegenden Venenanhängen für das Aequivalent der Gasteropodenniere ansehen, und es würde die Aehnlichkeit noch dadurch vervollständigt, wenn von den Seitenzellen in die venösen Hohlräume Communicationen beständen, wie von mehreren Forschern angegeben wurde. Dieses Verhältniss entspräche dann den Verbindungen der Gasteropodenniere mit dem Pericardialsinus, sowie die röhrigen Ausführgänge der Seitenzellen mit dem Ausführgange jener Nieren gleichbedeutend wären.

Fig. 164.



Bezüglich der Contractilität reihen sich die Venenanhänge an die analogen Gebilde der Pteropoden und Heteropoden, und es müssen auch die Kiemenherzen mit in die Reihe dieser Organe gezogen werden, da auch in ihren Wandungen Ausscheideproducte nachgewiesen werden konnten. —

Fig. 164. Circulations- und Excretionsorgane von *Sepia*. *br* Kiemen. *c* Herz. *a* Vordere Körperarterie (Aorta). *a'* Hintere Körperarterie. *v* Erweiterungen der Kiemenvenen, Vorhöfe des Herzens darstellend. *v'* Kiemenvene, an der Kieme entlang verlaufend. *vc* Vordere grosse Hohlvenen. *vc'* Die Kiemenarterien (Aeste der Hohlvenen). *vc''* Hintere Hohlvenen. *ve* Schwammige Anhänge der Hohlvenenäste. *x* Ausstülpungen derselben. Die Pfeile deuten die Richtung der Blutströme an. (Nach J. Hunter.)

Wenn man die Bedeutung der aufgeführten Excretionsorgane als »Nieren« von dem jedesmaligen Nachweise der specifischen Secretionsproducte der Nieren höherer Thiere abhängig macht, so müssen für viele dieser Organe Zweifel bestehen, da in dem einen Falle Harnsäure gefunden, in dem andern Falle dagegen vermisst ward. So ward durch die Untersuchungen von GARNER (Transact. zoolog. soc. 1838. II.) und von v. BABO (Lehrb. der vergl. Anatomie von v. SIEBOLD) die Deutung des Bojanus'schen Organes als Niere in Folge des Nachweises von Harnsäure festgestellt, indess spätere Untersuchungen von SCHLOSSBERGER (A. A. Ph. 1856. S. 540) diese Anschauungen dadurch etwas änderten, dass derselbe in den festen Concrementen einer Pinna keine Harnsäure aufzufinden vermochte, dagegen reichlich schwarzes Pigment und verschiedene Mineralbestandtheile, die auch in den oft sehr massigen Concrementen desselben Organes anderer Muschelthiere vorkommen. Dieselben Resultate wie SCHLOSSBERGER erhielt auch VOIT (Z. Z. X. S. 470) für das Bojanus'sche Organ der Perlenmuschel, sowie für die Concremente aus demselben bei Pectunculus, während LACAZE-DUTHIERS bei Lutraria und Mactra Harnsäure erkannt hatte. Mehr Uebereinstimmung besteht bei den Gasteropoden, wo bereits JACOBSON (Meckels Archiv VI) bei Pulmonaten Harnsäure nachgewiesen hatte. LEYDIG gibt dieselbe für Paludina, LACAZE-DUTHIERS für Pleurobranchus an. Verschiedenheiten bieten dagegen die Cephalopoden, wo bei Nautilus Harnsäure vermisst, bei Dibranchiaten dagegen aufgefunden ward. — Diese scheinbar sehr verschiedenen Functionen der genannten Organe geben uns keine Veranlassung, für deren Zusammenfassung in Eine Gruppe Schwierigkeiten zu erheben, zumal der physiologische Werth einzelner Organe bei so wenig physiologisch durchforschten Organismen für die morphologische Betrachtung ganz in den Hintergrund tritt. Hat doch VOIT (l. cit.) auch in der Leber der Perlenmuschel keinen der wichtigern Gallenbestandtheile aufgefunden, so dass hier der Fall vorzuliegen scheint, »dass eine Leber ohne Gallenabsonderung existiren kann«. Wenn wir das Wort »Niere« gebrauchen, so geschieht es in morphologischem Sinne. Ueber den Bau des Bojanus'schen Organs der Lamellibranchiaten vergl. LACAZE-DUTHIERS Ann. sc. nat. IV. IV. S. 312.

Beziehungen dieser Organe zu denen der übrigen Abtheilungen der Wirbellosen werden durch die bei den Brachiopoden bestehenden paarigen Excretionscanäle (S. 555) vermittelt, die wir den Schleifencanälen der Annulaten unter den Würmern homolog halten. Zu einer solchen Vergleichung mag vielleicht auch in dem Vorkommen einer Primordialniere bei Gasteropoden ein Anhaltepunct geboten sein. Bei den Landpulmonaten — aber auch bei Ancylus — erscheint diese Primordialniere als ein paariger, bogenförmig verlaufender Schlauch, dessen Wandungen Secretionszellen umschliessen, die mit jenen der bleibenden, erst später auftretenden Niere übereinstimmen. Jeder Schlauch einer Seite besteht für sich, ohne Verbindung mit dem andern, und besitzt seine selbständige Ausmündung, die übrigens mit der bleibenden Niere keine directen Beziehungen zu besitzen scheint. Dagegen geht der hintere dickere Theil des Schlauches in die bleibende Niere über. (Vergl. meine Angaben in Würzb. Verhandl. II. u. Z. Z. III.) Wenn auch durch die Duplicität dieser Organe an das Bojanus'sche Organ der Muscheln erinnert wird, so fehlt doch zu einer Vergleichung die Beziehung zum Gefässapparat, so dass bei jener embryonalen Schneckenniere viel eher eine Verwandtschaft mit einem provisorischen Excretionsorgan der Würmer (Hirudineen) vorliegen dürfte.

Die Verhältnisse der Niere der *Cephalopoden* bieten der Durchführung einer Vergleichung mit jenen der übrigen Otocardier besondere Schwierigkeiten. Wenn wir z. B. für die Cephalopoden einen von aussen nach innen zum Pericardialsinus führenden Canal als Urtypus des Excretionsorgans annehmen müssen, ähnlich wie er, paarig vorhanden, bei den Brachiopoden besteht, und wenn wir die Modificationen durch Erweiterungen der Abschnitte, sowie durch Entwickelung eines von der Canalwand her entstandenen drüsigen Gewebes uns vorstellen mögen, so bleibt für die Cephalopoden immer

das Eigenthümliche, dass das excretorische Gewebe mit den Wandungen von Blutgefässen (der Kiemenvenen) in engster Verbindung ist. Ich halte daher die Homologie dieser Organe mit der Gasteropodenniere für nicht sicher begründet, und möchte vielmehr die Möglichkeit betonen, dass bei den Otocardiern eine doppelte Form von Excretionsorganen vorhanden ist. Die eine bildet sich aus den bei den Brachiopoden bestehenden, auch als Oviducte fungirenden Canälen, die von den Schleifencanälen der Würmer abzuleiten sind, durch Modificationen der Wandung; daraus entstehen die Bojanus'schen Organe der Muschelthiere und, bei einseitiger Rückbildung, die Cephalophorennieren. Die zweite Form des excretorischen Apparates geht von Modificationen der Wandungen von Blutgefässen aus. Blindsackartige Anhänge finden sich schon als ein Besatz von Blutgefässen der Brachiopoden (HANCOCK, Op. cit. Pl. 63. Fig. 3). Diese mögen als der Beginn der Einrichtung gelten, welche bei den Cephalopoden in Ausführung gekommen ist. Bei diesen erscheint der primitive Excretionscanal in seinen Wandungen die Beziehung zur Excretion aufgegeben zu haben, er bildet nur einen Sack zur Aufnahme der in ihn eingebetteten Venenanhänge. Beiderlei Organe haben sich mit einander in Verbindung gesetzt. Das Verhalten der Venenanhänge bei Nautilus lehrt besonders deutlich, dass die Venenanhänge nicht als von der Wand des Excretionsschlauches entstandene, ausschliesslich darauf zurückführbare Organe betrachtet werden können. Ausser vier, an den vier Kiemenvenen gelagerten Drüsenbüscheln, welche von ebenso vielen getrennt ausmündenden Säcken umhüllt werden, finden sich noch ebenso viele Gruppen von Venenanhängen, die den erstern zwar benachbart sind, allein nicht in jene Säcke, sondern in den Pericardialsinus einragen. Diese letztern sind von den ersteren auch durch ihren Bau verschieden, sie nähern sich mehr den Anhängen der Dibranchiaten. (Vergl. KEFERSTEIN in BRONN's Thierreich III. S. 1391.) Ich betrachte diese letzteren Gebilde, denen sich die an anderen Venen der Dibranchiaten vorkommenden Anhänge anschliessen lassen, als noch im primitiven Zustande befindlich, indess die in die Säcke eingeschlossenen als die veränderten anzusehen sind. Die Veränderung selbst finde ich im Wesentlichen in der eingetretenen Verbindung mit einem nach aussen communicirenden Canale ausgedrückt. Ob in diesem der primitive, in einen Sack umgewandelte Excretionscanal zu erkennen ist, müssen spätere Forschungen lehren.

Ueber die Venenanhänge der Cephalopoden siehe A. F. J. C. MAYER, Analecten für vergl. Anatomie. Bonn 1835. S. 52. HARLESS, Arch. Nat. 1847.

Zu der Reihe der Excretionsorgane müssen noch einige Apparate gezählt werden, die zwar weder morphologisch, noch auch bezüglich ihrer speciellen Function den vorhin aufgezählten zur Seite gesetzt werden können und auch unter sich keinerlei Verwandtschaft besitzen. Es sind dies solche, die nur die allgemeine Function der Absonderung mit einander gemein haben, in ihrem Werth jedoch sehr vielartig sind.

Für die *Lamellibranchiaten* haben wir der Byssusdrüse zu gedenken, eines Organs, dessen Auftreten von Modificationen des Fusses selbst begleitet ist. Derselbe erscheint nämlich zu einem zungenförmigen Fortsatze verkümmert, der an seiner ventralen Fläche mit einer Rinne ausgestaltet ist. Diese verläuft gegen eine an der Basis des Fusses befindliche Vertiefung, in deren Grund eine Drüse, die als »Byssus« bekannte Substanz absondert. Die Drüse ist entweder einfach oder es bestehen deren mehrere getrennt in die Grube ausmündende, und auch der Boden der Grube erhält demnach eine verschiedene Beschaffenheit. Ein solches Organ findet sich bei Pecten, Lima, Arca, Tridacna, Malleus, Avicula, Mytilus verbreitet, wird jedoch als ein allgemein vorkommendes Organ gelten dürfen, da es auch bei den Embryonen der Najaden, sowie bei

Cyclas vorübergehend vorhanden ist. Vergl. über den Bau des Byssusapparates A. Müller, de Bysso acephalorum. Berol. 1836 und Arch. Nat. 1837.

Von den *Cephalophoren* sind besondere grosse Drüsenorgane bekannt, deren Function noch nicht ermittelt ist. Ein ansehnliches Drüsenpaar, welches in der Leibeshöhle unterhalb des Magens verläuft, und unterhalb des Mundes ausmündet, findet sich bei Gymnobranchiaten (Fiona). Ebenso unbestimmt ist die Bedeutung einer bei vielen Gasteropoden neben dem Enddarm in die Kiemenhöhle ausmündenden Drüse, die gewöhnlich als »Schleimdrüse« bezeichnet ist. Dann ist noch die sogenannte Fussdrüse der Helicinen und Limacinen zu erwähnen. Sie besteht aus einem die Länge des Fusses durchziehenden Hauptcanale, der zu beiden Seiten mit traubigen Drüsenläppchen besetzt ist und sich vorne, dicht unter dem Munde öffnet. Ihr Secret ist schleimiger Natur. (Vergl. Kleeberg, Isis 1830). Vielleicht stehen damit die bei Cyclostoma unter dem Munde sich öffnenden Drüsenschläuche in morphologischem Zusammenhang.

Endlich ist des Tintenbeutels der *Cephalopoden* zu gedenken, der bei den Dibranchiaten verbreitet ist. Es ist ein länglicher Sack mit derben innen lamellös erscheinenden Wänden, in der Höhe des Enddarms gelagert, neben welchem auch der Ausführgang seinen Weg nimmt, um entweder in den Enddarm dicht an der Analöffnung oder hinter der letzteren auszumünden (Fig. 153. *a*). Das Secretionsproduct ist die bekannte »Sepia«. Die morphologische Bedeutung des Organs ist unklar, wahrscheinlich ist es eine erst innerhalb der Classe zur Ausbildung gekommene Einrichtung, die von der Entwickelung her ihre Aufklärung zu erwarten hat. Das frühe Auftreten des Organs lässt annehmen, dass demselben eine tiefer wurzelnde, allgemeinere Einrichtung zu Grunde liegt, die in jener Function unverständlich ward. Bei Sepiola ist eine periodische Vergrösserung des Organs beobachtet, wobei zwei seitliche Stücke sich vom mittleren Haupttheile durch eine Einschnürung trennen und regelmässige Contractionen erkennen lassen.

Organe der Fortpflanzung.

Geschlechtsorgane.

§ 173.

Die ungeschlechtliche Vermehrung findet bei den Mollusken niemals in einer jener Formen statt, die man bei den Arthropoden auf dem Boden geschlechtlicher Differenzirung entstanden antrifft. Die Fortpflanzung ist daher ausschliesslich an die Function von beiderlei Geschlechtsorganen geknüpft. Diese Organe bieten für die einzelnen Classen der Mollusken ziemlich selbständige Einrichtungen, so dass die Ableitung von einer Allen gemeinsamen Grundform nur dann möglich wird, wenn man jene auf einer sehr niederen Stufe der Differenzirung sucht. Die Trennung der Geschlechter auf verschiedene Individuen ist nur bei den Cephalopoden allgemein, die Ausführwege compliciren sich erst bei den Cephalophoren, und Brachiopoden wie Lamellibranchiaten entbehren sogar der Begattungswerkzeuge, die den beiden andern Classen zukommen.

Bei einem Theile der *Brachiopoden* sind die Geschlechtsorgane hermaphroditisch angelegt, so dass die Trennung der Geschlechter zu den Ausnahmen zu gehören scheint. Sie ist bei Thecidium nachgewiesen. Die Organe

bilden bei den erstern vier Drüsenmassen, zwei bei Thecidium. Bei den Ecardines lagern sie in der Leibeshöhle, theilweise den Darm und die Muskeln umgebend, bei den Angelschaligen sind sie in die Räume beider Mantellappen vertheilt (Fig. 138. *g*), in denen sie sich, einen Blutgefässstamm umlagernd, verzweigen können. Sie stellen daselbst die sogenannten Genitalwülste vor. Bei den getrennt-geschlechtlichen sind diese in dem einen Falle Ovarien, im andern Hoden. Auf welche Weise die ei- und samenbildenden Stellen bei den hermaphroditischen sich zu einander verhalten, ist unbekannt.

Auch bezüglich der Ausführwege bestehen noch Zweifel, und wenn die beiden mit spaltförmigen Mündungen in der Mantelhöhle, bei Manchen (Terebratula) seitlich unter dem Munde sich öffnenden Canäle (vergl. S. 555), die unter allmählicher Erweiterung mit trichterförmigen in radiäre Falten gelegten Enden in die Leibeshöhle sich öffnen, wirklich als Ausführbahn der Geschlechtsproducte fungiren, so drückt sich darin eine Einrichtung aus, die unter den Anneliden und Gephyräen eine sehr verbreitete war.

Die Vereinigung beider Geschlechter in einem Individuum waltet auch bei den *Lamellibranchiaten*, aber nicht mehr als regelmässige Erscheinung, sondern nur auf einzelne, von einander ziemlich weit entfernte Gattungen, oder auch einzelne Arten beschränkt. Diese repräsentiren dadurch Reste eines vordem der ganzen Classe zukommenden Verhaltens, und bei den Austern besteht sogar noch ein Uebergang in die geschlechtliche Trennung dadurch, dass die bezüglichen Organe eines Individuums nicht gleichzeitig in Function treten, indem sie bald nur als männliche, bald nur als weibliche thätig sind. Die Keimdrüsen sind paarig vorhanden, auf beide Seiten vertheilt, und auch getrennt von einander ausmündend. Meist nehmen sie einen grossen Theil der Leibeshöhle ein, oft innig mit andern Organen, vorzüglich mit der Leber verbunden, die sie vielfach durchsetzen.

In dem Verhalten von beiderlei Keimdrüsen unter den Zwittern geben sich stufenweise Verschiedenheiten zu erkennen, welche den Weg näher bezeichnen, auf welchem die Trennung der Geschlechter vor sich ging. Bei einigen (z. B. bei Ostrea) ist die Keimdrüse Zwitterorgan im vollsten Sinne des Wortes. Ei- und samenbildende Follikel sind mit einander verbunden, und die Ausführgänge sind für beiderlei Producte gemeinsam. Auch bei Pecten (P. varius) besteht noch das letztere Verhalten, allein die Keimdrüse selbst ist in einen männlichen und einen weiblichen Abschnitt getheilt. Der erstere liegt vorne und oben, der letztere hinten und unten. Indem endlich bei andern (Pandora) die getrennten Keimdrüsen getrennt ausmündende Ausführgänge besitzen, ist die Differenzirung auf einer höheren Stufe angelangt.

Ausführgänge sind im Ganzen nur wenig entwickelt und häufig reicht die Drüse bis zur Ausmündung des die einzelnen Ausführgänge der Lappen nach und nach sammelnden Canals. Somit fehlen noch alle accessorischen Organe, die bei den Cephalophoren so reich gestaltet hervortreten. Die jederseitige Ausmündung findet auf verschiedene Weise statt. Bald vereinigt sich der

Genitalcanal mit dem Excretionsorgane, und die Geschlechtsproducte werden erst durch diese nach aussen entleert (z. B. Pecten, Lima, Spondylus), bald vereinigt sich der Genitalcanal erst mit der Mündung jenes Organes (z. B. Arca, Mytilus, Pinna), bald endlich mündet der Genitalcanal für sich auf einer besonderen Papille aus (z. B. bei Ostrea, Unio, Anodonta, Mactra, Chama). In der Verbindung mit dem Excretionsorgane kann wohl eine Beziehung zu den Brachiopoden erkannt werden.

Die Keimdrüsen lassen bei Terebratuliden zweierlei Substanzen unterscheiden, was für ihre Zwitternatur, für ihre Deutung als »Zwitterdrüse« sprechen dürfte. Während nämlich die Hauptmasse jedenfalls durch das Ovarium vorgestellt wird, liegen diesem noch besondere, theilweise mit dem Ovarium verästelte Gebilde auf, welche als die männlichen Organe gelten könnten. Diese entfalten bei Lingula ovale oder auch spindelförmige Formelemente, welche nach HANCOCK mit zahlreichen haarförmigen Gebilden erfüllt sind, die Samenelementen gleichen. Zum mindesten dürfte daher Lingula hermaphroditisch sein. Am genauesten sind durch LACAZE-DUTHIERS die Geschlechtseinrichtungen bei Thecidium bekannt geworden, die beiden Hoden bestehen hier aus zwei bohnenförmigen Organen, von deren gegen den Mantel gelagerten Fläche her ein Strang nach dem erwähnten trichterförmigen inneren Ostium des Excretionsorgans zieht. In Lage und äusseren Umrissen stimmen die Ovarien mit den Hoden überein. Sie bieten jedoch eine gelappte Oberfläche dar und bestehen aus einem Strange, an welchem die Eier durch Stiele befestigt sind. Auch dieser Strang tritt zur Trichtermündung. Ob er als Oviduct dient, ist zweifelhaft und es dürfte eine Entleerung der Eier in die Leibeshöhle, und eine Beförderung nach aussen durch die Trichtermündung das Wahrscheinlichere sein. Thecidium besitzt ausser diesen für die Brachiopoden typischen Einrichtungen noch ein besonderes, anderen Brachiopoden fehlendes Organ in einer Bruttasche, in der die Eier sich zu Embryonen entwickeln. Die Tasche bildet eine mediane Einstülpung des Mantels, in welche von beiden Armen her je ein fadenförmiger Fortsatz sich erstreckt und je eine Gruppe von Embryonen trägt.

Ueber die Zwitterverhältnisse der Austern ist DAVAINE zu vergleichen: Mém. sur la génération des Huitres. Paris 1853. Die Angaben bezüglich der alternirenden Function wurden von LACAZE-DUTHIERS in Zweifel gezogen. In der Hauptsache jedoch, dass nämlich im Vorkommen männlicher und weiblicher Follikel in einer und derselben Drüse sehr schwankende Zustände vorliegen, dürfte jedenfalls DAVAINE beizustimmen sein. Auch manche Arten von Pecten bieten solche Schwankungen, indem innerhalb der Hoden einzelne zerstreute Ovarialläppchen, und innerhalb der Ovarien isolirte Hodenläppchen vorkommen können. Dasselbe gilt von Cardium-Arten. Nach LEYDIG besteht auch bei Cyclas eine solche Vereinigung von beiderlei Acinis zu Einem Drüsenorgan. — In den Lagerungsverhältnissen der Keimdrüsen ergeben sich Modificationen bei Mytilus und bei Anomia, indem die Drüsen bei ersterem völlig, bei letzterer zum Theil in den Mantel übergetreten sind, und zwar bei der assymetrischen Anomia in die rechte (untere) Lamelle. — (Ueber die Geschlechtsorgane der Lamellibranchiaten vergl. LACAZE-DUTHIERS, Ann. sc. nat. IV. II. S. 155).

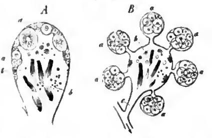
§ 174.

Die Geschlechtsorgane der *Cephalophoren* bieten im Vergleiche zu den Muschelthieren eine in mehrfacher Weise fortgeschrittene Differenzirung dar. Besteht auch noch eine »Zwitterdrüse« in grosser Verbreitung, so erscheint doch der Ausführapparat beträchtlich complicirter, und verbindet sich in der

Regel sogar noch mit Begattungsorganen. Ferner erscheint der Geschlechtsapparat immer unpaar, in assymetrischer Lagerung und Ausmündung, so dass bei der bestehenden Duplicität in den unteren Abtheilungen eine einseitige Rückbildung bei anderseitiger Weiterentfaltung angenommen werden muss. Nur bei Chiton erhält sich die Duplicität an den Ausführgängen, indem von der unpaaren Keimdrüse her, jederseits ein Ausführgang zu den beiden seitlich und hinten gelagerten Genitalöffnungen führt.

Die Verhältnisse der Zwitterdrüse sind sehr mannichfaltiger Art. In allen Fällen setzt sie sich aus zahlreichen Läppchen (Fig. 165. *A*) zusammen, welche an ihren äussersten blinden Enden Eikeime bilden (*a*), indess entfernter vom Ende Samenmassen entstehen (*b*). Diese Stellen sind jedoch nicht von einander getrennt, vielmehr ist der gemeinsame Hohlraum eines Läppchens die Bildungsstätte der verschiedenen Producte. Somit sind es die von Epithelialbildungen ableitbaren Zellen, welche an der einen Stelle zu Eiern sich gestalten, an der andern Samenfäden hervorgehen lassen. Diese doppelte Production scheint in der Regel keine gleichzeitige zu sein, so dass dasselbe Läppchen oder dieselbe Drüse in dem einen Falle Eier, in dem anderen Sperma hervorbringt. Eine Differenzirung gibt sich an den Läppchen dadurch zu erkennen, dass die eibildenden Theile Ausstülpungen vorstellen (Fig. 165. *B. a*), welche dann an dem samenerzeugenden mittleren Theile rosettenförmig gruppirt sind und so immer wie secundäre Acini sich verhalten. Die Vereinigung der einzelnen Läppchen unter einander begründet verschiedene Formverhältnisse der Zwitterdrüse; so kann jedes Läppchen seinen eigenen Ausführgang besitzen und die gesammte Drüse erscheint als ein reich verästeltes Organ (Gymnobranchiaten); oder die Acini münden, reihenweise gestellt, an einer Seite eines Ausführganges, wie bei einigen Pteropoden (Cymbulia, Tiedemannia); oder sie gruppiren sich in traubenförmige oder lappige Drüsenmassen, die entweder in Mehrzahl auftreten (Phyllirhoë), oder eine einzige mehr oder minder compacte Drüse vorstellen (einige Pteropoden, wie Pneumodermon, Hyalea, dann die meisten Opisthobranchiaten und Pulmonaten).

Fig. 165.



Hinsichtlich der Ausführgänge lassen sich bei den mit einer Zwitterdrüse versehenen *Cephalophoren* folgende verschiedene Einrichtungen erkennen:

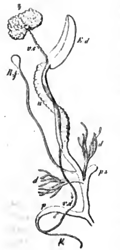
1) Es besteht ein gemeinschaftlicher Ausführgang für Samen und Eier, der somit Vas deferens und Eileiter vorstellt und von der Zwitterdrüse an

Fig. 165. Zwitterdrüsenfollikel von *Gasteropoden*. *A* Von *Helix hortensis*. Die Eier *a*, *a* entstehen an der Wand des Follikels, nach innen zu die Samenmassen *b*. *B* Von *Aeolidia*. Die samenbereitende Abtheilung (*b*) eines Follikels ist ringsum mit Eiersäckchen (*a*) besetzt. *c* Gemeinschaftlicher Ausführgang.

bis zur Geschlechtsöffnung beiderlei Producte führt. Als Uterus erscheint nur eine blindsackartige Ausbuchtung, welche zugleich auch zur Aufnahme des Begattungsorganes dient. An der Geschlechtsöffnung tritt der Same entweder direct auf das daneben liegende Begattungsorgan über, oder er wird bei entfernterem Ursprunge des letzteren durch eine wimpernde Rinne diesem zugeleitet. Alle Pteropoden, dann einige Opisthobranchiaten (z. B. Aplysia) sind mit dieser Einrichtung versehen.

2) Der Ausführgang der Zwitterdrüse ist nur eine Strecke weit gemeinsam, dann erfolgt eine Theilung und jeder nimmt seinen besonderen Weg zu der Geschlechtsöffnung. Dabei kann er sich noch mit Nebenapparaten in Verbindung setzen, oder auch einfachere Differenzirungen durch Calibermodificationen eingehen. Letzteres Verhalten kann der gemeinsame Ausführgang auch vor seiner Trennung bieten. Sehr häufig erscheint er bei Gymnobranchiaten auf einer grösseren Strecke erweitert, und kann damit für die auszuführenden Zeugungsstoffe als Behälter dienen. Bei den Pulmonaten (Fig. 166) besteht am gemeinsamen Ausführwege eine Trennung in zwei Abschnitte. Während der obere, aus der Zwitterdrüse kommende einfach ist, erscheint der untere auf einer ansehnlichen Strecke der Länge nach in zwei Räume geschieden, davon der eine engere, der den weitern wie eine Halbrinne begleitet, für Ausleitung des Sperma dient, indess der weitere (Fig. 166. *u*) dem weiblichen Apparate angehört. Er ist bei den Landpulmonaten mit Ausbuchtungen besetzt und empfängt an seinem oberen Ende eine eiweissabsondernde Drüse (*Ed*). Man bezeichnet ihn seiner Verrichtung gemäss als Uterus. Da der andere Canal gegen diesen Uterus zu nicht völlig abgeschlossen ist, besteht somit eine nur theilweise Trennung. Erst am Ende des Uterus setzt sich das Vas deferens als selbständiger Canal (*vd*) zur Ruthe (*p*) fort. Aus dem Uterus geht endlich ein als »Scheide« bezeichnetes Endstück des weiblichen Canals hervor, welches zur gemeinsamen Geschlechtsöffnung seinen Verlauf nimmt, und noch mehrfache Anhänge (Fig. 166. *ps. d*) tragen kann.

Fig. 166.



3) Bei andern Zwitterschnecken findet die Trennung von beiderlei Wegen in der Regel schon früher statt, und der gemeinsame Canal ist entweder nur kurzen oder unbedeutenden Modificationen unterworfen. Nur selten entbehrt er einer erweiterten Stelle. Sehr mannichfaltige Modificationen bieten

Fig. 166. Geschlechtsapparat von *Helix hortensis*. *z* Zwitterdrüse. *ve* Gemeinschaftlicher Ausführgang. *u* Uterus. *E.d* Eiweissdrüse. *d, d* Getheilte Anhangsdrüsen. *pc* Pfeilsack. *R. s* Receptaculum seminis. *vd* Ausführgang des Samens. *p* Ruthe. *fl* Peitschenformiger Anhang derselben.

dann die getrennt verlaufenden Canäle dar. Bei den meisten Gymnobranchiaten zeigt das Vas deferens eine ansehnliche Länge und ist demgemäss in zahlreiche Windungen gelegt. Ehe es zum Begattungsorgan tritt, verbindet es sich häufig mit einer Drüse. Eine solche ist zuweilen weiter oben angebracht (z. B. bei Tethys, Pleurobranchaea, auch bei Pleurobranchus, obwohl hier schon näher dem Ende). Eine geringere Länge besitzt das Oviduct, das nur selten beträchtliche Erweiterungen zeigt. Dagegen treten vorzüglich am Ende des weiblichen Ausführapparates mehrfache accessorische Gebilde auf, die als Differenzirungen des letzten Abschnittes der Ausführwege gedeutet werden müssen. Die Mündung von beiderlei Ausführwegen ist entweder in einem gemeinsamen Raum (Geschlechtscloake), welcher immer seitlich am Körper liegt, meist rechterseits nahe am Vordertheile, oder beide Oeffnungen münden in eine wenig tiefe Buchtung oder auch getrennt von einander unmittelbar auf die Oberfläche des Körpers.

Die mit den Ausführgängen verbundenen Organe sind entweder blosse Ausbuchtungen, oder blindsackartige Bildungen der Wandung, wie wir schon vorhin den Uterus anführten; sie haben dann die Function, die Zeugungsstoffe in sich anzusammeln oder aufzubewahren. Andere Anhangsgebilde sind drüsiger Natur und liefern ein bei den Geschlechtsverrichtungen zu verwendendes Secret. Diese Organe stehen auf verschiedenen Differenzirungsstufen, und da, wo in einem Falle nur ein drüsiger Beleg der Wandung erscheint, treffen wir in andern Fällen ein discretes Drüsenorgan.

Die sämmtlichen A n h a n g s g e b i l d e d e s G e n i t a l a p p a r a t e s können nach ihrer Zugehörigkeit in weibliche und männliche unterschieden werden. Von den weiblichen nimmt das Receptaculum seminis eine hervorragende Stelle ein. Es bildet eine rundliche oder birnförmige, mit kürzerem oder längerem hohlem Stiele der Scheide inserirte Blase, welche bei der Befruchtung den Samen aufnimmt (Fig. 166. *R s*). Dieses bei den hermaphroditischen Schnecken sehr verbreitete Organ modificirt sich durch die Erweiterung seines dann immer auch verkürzten Stieles zu einer nicht blos das Sperma, sondern auch die Begattungsorgane während der Copula aufnehmenden Tasche, wie dies bei Pteropoden (z. B. den Hyaleen) der Fall ist. Zuweilen sind zwei solcher Anhänge vorhanden (z. B. bei Pleurobranchus), die dann auch entfernter von der Scheide, am engern Oviducte vorkommen können (Doris). Verschieden von dem bei den Pulmonaten bestehende Organe, welches bereits als eine Differenzirung des gemeinsamen Ausführgangs erklärt ward, ist der als Uterus fungirende Anhang, der bei den Pteropoden und den Opisthobranchiaten vorkommt. Er erscheint hier von der Scheide her differenzirt, als eine weite mit faltigen Drüsenwandungen versehene Tasche. Wie die Eiweissdrüse der Pulmonaten, so mündet auch hier ein besonderes drüsiges Organ in ihn ein, das in der Verrichtung der Eiweissdrüse wohl gleich kommt. Wo letztere fehlt, scheint die Uteruswand sie functionell zu vertreten. Endlich bestehen noch mancherlei andere, meist nur auf engere Gruppen beschränkte Gebilde, die in ihrer Bedeutung grösstentheils unerkannt sind.

Aehnliche Organe wie am weiblichen Theil des Geschlechtsapparates kommen auch dem männlichen zu, und erscheinen in der einfachsten Form als erweiterte Stellen oder Blindsackbildungen zur Aufnahme des Sperma. Auch die bereits oben erwähnte Verlängerung des Vas deferens kann functionell als eine zur Bewahrung einer grösseren Samenmenge dienende Einrichtung hierher gerechnet werden. Sowohl bei Gasteropoden als Pteropoden sind dergleichen Zustände verbreitet. Ferner gehören hierher die dem Vas deferens angelagerten Drüsenorgane, die man als Prostatadrüsen zu bezeichnen pflegt.

Der männliche Apparat steht mit einem Begattungsorgane in Verbindung, welches entweder von dem Endstücke des Vas deferens durchsetzt wird und nur das modificirte und ausstülpbare Ende des Samenleiters ist. Im Ruhezustande ragt es frei in die Leibeshöhle. Oder es ist ein besonderes, meist papillenartiges Gebilde, welches ohne Zusammenhang mit dem Vas deferens in einer besonderen Tasche geborgen wird. Die Oeffnung, aus welcher sich die Ruthe hervorstülpt, liegt zumeist in der Nähe der weiblichen Geschlechtsöffnung, wie bei den Hyaleen unter den Pteropoden, wo mit Ausnahme von Pneumodermon der Penis als ein beträchtlich grosses, aus der Ruthentasche hervorstülpbares Organ neben der Scheidenöffnung zu finden ist. Bei Pneumodermon wird er durch eine konische Papille vorgestellt, die noch innerhalb der Geschlechtsöffnung liegt. Es besteht somit hier eine Geschlechtscloake, indem beiderlei Genitalorgane eine gemeinsame Ausmündestelle besitzen. Eine solche ist auch bei vielen Pulmonaten (den Helicinen, Limacinen) und Gymnobranchiaten meist an der rechten Seite des Halses, nicht selten dicht hinter dem Fühler angebracht, während bei den Lymnäen die Mündung des Penis über der weiblichen Genitalöffnung an der linken Seite des Nackens vorhanden ist. Weit von der gemeinsamen Genitalöffnung entfernt mündet der Penis wie bei einem Theile der Opisthobranchiaten (Aplysia, Bulla, Bullaea u. s. w.), und hier leitet eine wimpernde Rinne den aus der Geschlechtsöffnung hervortretenden Samen zum Begattungsorgane. Die Form des letzteren ist nach dessen Beziehungen zu dem Vas deferens eine verschiedene. Bald stellt die Ruthe einen einfachen Cylinder vor, oder erscheint gekrümmt, am freien Ende mit einem Knopfe versehen, oder auch spiralig gewunden. Im Innern ist sie entweder vom Vas deferens durchsetzt, oder ihre Höhle steht mit dem Leibescavum in offener Verbindung, in welchem Falle dann die Hervorstülpung und die mit dieser stattfindende Erection zum Theile durch die Blutflüssigkeit, zum Theile durch die Thätigkeit ihrer eigenen Muskulatur zu Stande kommt. Die oft sehr beträchtliche Schwellung des Begattungsorganes ist in jenen Fällen durch die Blutflüssigkeit bewerkstelligt, wo eine besondere Ruthentasche fehlt.

Bei vielen Zwitterschnecken ist nachweisbar, dass die Keimdrüse nicht zu gleicher Zeit ihre beiderlei Producte bildet, so dass sie bald als männliches, bald als weibliches Organ fungirt. Darin lässt sich die Andeutung einer Trennung des Geschlechtes wahrnehmen. Eine solche geschlechtliche Trennung ist vollzogen bei den meisten Prosobranchiaten und den diesen ohnehin nahestehenden Heteropoden.

Die Geschlechtsorgane der männlichen und weiblichen Individuen zeigen eine grosse Uebereinstimmung in dem allgemeinen Verhalten, so dass oft nur das Vorkommen von Begattungsorganen bei den Männchen wesentliche Unterschiede bildet. Männliche wie weibliche Keimdrüsen liegen, wie auch die Zwitterdrüse vieler hermaphroditischer Schnecken, zwischen der Leber versteckt, oder doch in der Nähe dieses Organes.

Was zuerst die weiblichen Organe angeht, so entspringt aus dem Eierstocke ein in der Regel gewundener Eileiter, der sich gegen den Enddarm wendet, um dort unter buchtiger Erweiterung einen Uterus darzustellen. Von diesem geht dann eine kurze Scheide zu der in der Nähe des Afters befindlichen Geschlechtsöffnung. — Accessorische Organe sind bei den getrenntgeschlechtlichen Cephalophoren nur wenig verbreitet. Unter den Prosobranchiaten sind sie nur bei einigen (z. B. Paludina) genauer bekannt und bestehen aus einer langgestreckten Samentasche, die in das Ende des sackartigen Uterus einmündet, mit welchem auch der Ausführgang einer Eiweissdrüse verbunden ist. Bei den Heteropoden ist nur die Samentasche vorhanden, entweder dem Ende des Uterus angefügt (Atlanta), oder vor dem Uterus mit der Scheide verbunden (Pterotrachea).

Bei den männlichen Organen erscheint der Ausführgang (Vas deferens) entweder in einfachem Verlaufe zum Penis, oder er ist mit einer Anschwellung versehen, so dass er als Samenblase fungirt. Diese einfachen für die meisten getrenntgeschlechtlichen Prosobranchiaten geltenden Verhältnisse treffen sich bei den Heteropoden, denen auch accessorische Drüsenorgane abgehen. Das Ende des Vas deferens mündet entweder auf der Oberfläche des Körpers rechterseits nach aussen und ist dann durch einen auf der Oberfläche des Körpers eine Strecke weit verlaufenden flimmernden Halbcanal mit dem Begattungsorgane verbunden, oder es setzt sich direct auf das Begattungsorgan fort, theils die Länge desselben als geschlossener Canal durchsetzend, theils an der Basis des Begattungsorganes sich öffnend, von wo aus dann eine Halbrinne sich über letzteres hinzieht.

Das Begattungsorgan stellt häufig ein einziehbares Gebilde vor, gleich dem Penis der Zwitterschnecken. In der Regel besteht es aus einem Fortsatze des Hautmuskelschlauches und stellt einen massiven, breiten, häufig an der Spitze gekrümmten Körper vor (Fig. 152. *p*). Dieser wird rechterseits am Leibe, oder auch am Kopfe an der Basis des rechten Fühlers angetroffen, doch auch zuweilen (Heteropoden) in grösserer Nähe der Afteröffnung.

Die Meinungen über die Bedeutung des als »Zwitterdrüse« beschriebenen Organs waren bis in die neuere Zeit sehr mannichfach. Während es CUVIER für den Eierstock erklärte, haben es Andere (WOHNLICH, PAASCH) als Hoden betrachtet, bis durch R. WAGNER, dann auch durch v. SIEBOLD beiderlei Geschlechtsproducte in ihm beobachtet worden. Durch H. MECKEL (A. A. 1844. S. 483) wurde dann der Bau dieses Organs genauer dargestellt, und zwar mit der Eigenthümlichkeit, dass nicht nur samenbereitende Acini in eibildende Läppchen eingeschaltet sein sollten, sondern auch die Ausführgänge sich in ähnlicher Weise verhielten. Wenn sich solches auch als irrig erwiesen hat, so befestigte doch allmählich eine genauere Kenntniss die Auffassung des fraglichen Organs als Zwitterdrüse, gegen welche Auffassung selbst die mit viel Scharfsinn vorgetragene gegentheilige Meinung STEENSTRUP's (Ueber das Vorkommen des Hermaphroditismus

in der Natur, 1846) nichts vermocht hat. Bezüglich der Structur der Zwitterdrüse ist zu bemerken, dass sie bei den Opisthobranchien selten ein compactes Organ vorstellt, als welches sie meist bei den Pulmonaten erscheint. Bei einigen nimmt sie, aus zerstreut liegenden Acinis gebildet, einen grossen Theil der Leibeshöhle ein (Limapontia). Aehnlich verhält sich auch Actaeon, bei dem sich die Zwitterdrüse noch in die lappenartige Ausbreitung des Integumentes hineinerstreckt. Zwei oder drei Gruppen von Acinis bildet sie bei Phyllirhoë. Verschiedene Formen der Acini hat HANCOCK von Doriden und Aeolidiern (Trans. Linn. Soc. XXV. pl. 49) zusammengestellt. Häufig bietet das Organ bei diesen eine flächenhafte Ausbreitung, und ist dann oft in inniger Verbindung mit der Leber, (Doriden), indem es mit seinen Acinis zwischen die Leberlappen eindringt. Bei Tergipes besitzt der die Zwitteracini aufnehmende, median durch den Körper ziehende Ausführgang ein sehr weites Lumen, und erstreckt sich sogar noch blindsackförmig nach hinten. Er fungirt somit wohl als Uterus, wodurch auch die Kürze des bis zur Genitalöffnung verlaufenden Stückes erklärt wird. — Ueber den Bau der Zwitterdrüse, sowie über die alternirende Function s. LEUCKART, Zoolog. Untersuchungen III.

Ob die Keimdrüse von Chiton ein Zwitterorgan ist, bleibt noch zu entscheiden, vorläufig ist es — den älteren Angaben von R. WAGNER und ERDL gegenüber — durch MIDDENDORFF's Untersuchungen nur wahrscheinlich gemacht.

Das Längenverhältniss des Zwittergangs zu den beiden getrennten Gängen ist ausserordentlich verschieden. Die hieraus sich ergebenden Eigenthümlichkeiten sind nur untergeordneter Natur. Eine sehr frühe Trennung der Geschlechtswege hat KEFERSTEIN bei einigen Pulmonaten beschrieben (Peronia, Triboniophorus). Der bei den Landpulmonaten bestehende, als Uterus bezeichnete Abschnitt des Eierganges dient zur Bildung der Eischale, mit der die in den Hausiris verweilenden Eier ausgestattet werden. Von den ferneren Ausstattungen des Eierganges bei den Pulmonaten ist ausser dem meist langgestielten Receptaculum seminis eine Gruppe drüsiger Anhänge zu erwähnen. Sie bilden bei den Helicinen zwei mehr oder minder reich verzweigte Büschel (Fig. 166 d. d.), die bei einigen auf drei oder auch nur zwei Blindschläuche reducirt sind. An der Verbindungsstelle dieser Drüsen mit der Scheide mündet noch ein besonderes Organ ein, das man als »Pfeilsack« bezeichnet, da es ein als Abguss der Binnenwand erscheinendes stiletartiges Kalkconcrement, den »Liebespfeil« umschliesst. Die Gestalt des letzteren ist nach den Arten wechselnd, entspricht genau den Wandungsflächen des Sacks. Die mit dem weiblichen Apparate der Opisthobranchiaten verbundenen Drüsen, die in der Regel dem letzten als Scheide bezeichneten Abschnitte angefügt sind, bedürfen noch genauerer Untersuchung. Uterus und Eiweissdrüse, die als voluminöse Organe sich noch am leichtesten wahrnehmen lassen, dürfen nicht mit den gleichnamigen Organen der Pulmonaten für homolog gehalten werden, wie aus der Verbindungsstelle mit den Ausführwegen ersichtlich ist.

Der männliche Ausführapparat der Zwitterschnecken verhält sich im Vergleiche zum weiblichen viel einfacher, und es ist vorzüglich das Begattungsorgan, an welchem sich bedeutendere Eigenthümlichkeiten zeigen. Bei den Pulmonaten setzt sich der Penis in einen langen Anhang fort, das Flagellum (Fig. 166 *fl.*), in welchem die Bildung des Endfadens der Spermatophoren (Capreolus) geschieht. Am Penis inserirt sich dann noch ein Muskel, der das ausgestülpte Organ wieder zurückzieht. Bei der Begattung wird mit dem Penis zugleich die Geschlechtscloake ausgestülpt, so dass dann beide Geschlechtsöffnungen eine oberflächliche Lagerung erhalten. (Vergl. KEFERSTEIN und EHLERS, Z. Z. X). In den Penis tritt das Ves deferens ein; der erstere erscheint als eine Umbildung des Endes von letzterem. Hieven weicht Peronia ab, wo von der männlichen Geschlechtsöffnung aus längs der Seite des Körpers eine Rinne zu dem weit vorne gelegenen Penis sich hin erstreckt. Die Beziehung des Vas deferens zum Penis ist auch bei vielen Opisthobranchiaten eine ähnliche wie bei den Pulmonaten. Es wird

nuch hier mit ausgestülpt, und bildet bei eingezogenem Zustande des Penis zahlreiche, zuweilen wie bei Pleurobranchaea, in eine besondere Tasche eingeschlossene Windungen. Die andere Form der Penisbildung ist von der eben erwähnten durch die mangelnde Verbindung mit dem Vas deferens charakterisirt. Letzteres mündet dann neben der weiblichen Oeffnung aus, und als Penis fungirt ein ausstülpbares, vorn am Kopfe liegendes Gebilde, welches mit der Geschlechtsöffnung durch eine oberflächliche Samenrinne in Verbindung steht. Die letztere bildet eine Fortsetzung auf den ausgestülpten Penis, der also hier ein von der andern Penisbildung ganz verschiedenes Organ ist. Für die Geschlechtsorgane der Pulmonaten ist anzuführen: Treviranus, Z. f. Physiol. I. Verloren, Commentat. de org. generat. Lugd. Batav. 1837. Paasch, Arch. Nat. 1843.

Bei den getrenntgeschlechtlichen Cephalophoren, denen auch Dentalium beizuzählen ist, stellen Hoden wie Ovarien meist gelappte, oft reich verzweigte, der Leber auf- oder eingelagerte Drüsen vor. Am einfachsten erscheinen sie bei Paludina, wo der Hoden in zwei Lappen getheilt ist, während das Ovar durch einen unverzweigten Canal dargestellt wird. Ein Receptaculum seminis besitzt ausser Paludina noch Nerita, Neritina, Littorina als Anhang des Uterus. Grössere Verschiedenheit bietet das männliche Begattungsorgan. Nur bei Wenigen ist die Ruthe einziehbar, da sie, verschieden von der Ruthe der meisten Zwitterschnecken, von einem modificirten Theile des Hautmuskelschlauches gebildet wird. Sie wird entweder der Länge nach von dem gewundenen Endstücke des Vas deferens durchbohrt, z. B. Buccinum, oder das Vas deferens mündet an der Basis der Ruthe, oder auch entfernter davon. In diesen Fällen geht, wie bei vielen Zwitterschnecken, von der Geschlechtsöffnung eine wimpernde Rinne aus, die entweder nur bis zur Basis der Ruthe (z. B. Murex), oder auf dieselbe sich fortsetzt (z. B. Dolium, Harpa, Strombus u. a.). Eine solche Rinne verläuft auch bei den Heteropoden von der in der Nähe des Afters gelegenen Mündung des Vas deferens zu dem Begattungsorgane, um auf demselben sich fortzusetzen. Zur vollständigen Ueberleitung des Sperma vermag sich die Ruthe in vielen Fällen der Länge nach zusammenzulegen und formirt dann einen mehr oder minder geschlossenen Canal.

Mit dem Begattungsorgane sind nicht selten Drüsen verbunden, deren Secret bei der Copula entleert wird und wahrscheinlich zu einer innigeren Vereinigung dient. Solche Drüsen finden sich am Seitenrande der Ruthe von Littorina, Cassis, Terebra u. a., kommen auch bei den Heteropoden vor, jedoch hier nicht mit dem eigentlichen, die Uebertragung des Samens besorgenden Ruthenstücke, sondern mit einem cylindrischen, der Ruthenbasis ansitzenden Anhange verbunden, an dessen Ende sie mit einem gemeinsamen Ausführgange ausmünden.

Den Geschlechtsapparat verschiedener Cephalophoren behandelt Baudelot, Ann. sc. nat. IV. xix.

§ 175.

Die geschlechtliche Trennung, bei den Cephalophoren noch nicht allgemein, ist bei allen *Cephalopoden* durchgeführt. Männliche und weibliche Organe zeigen in der allgemeinen Anordnung mehrfache Uebereinstimmung, und unter diesen ist das Wesentlichste, dass die Keimdrüsen nicht unmittelbar in ihre Ausführgänge sich fortsetzen. Bei den Tetrabranchiaten sind sogar die Ausführgänge noch nicht vollkommen continuirlich, indem sowohl der Eileiter als der Samenleiter in einen weiteren Raum führt, aus welchem von neuem eine Fortsetzung jener Wege beginnt. Dadurch scheint angedeutet zu werden, dass der Ausführgang nicht ursprünglich dem Geschlechtsapparat, sondern einer andern Einrichtung zugehörte, aus welcher er allmählich in die Dienste der Geschlechtsfunction trat.

Von den weiblichen Organen wird der Eiertock durch eine gelappte Drüse gebildet, die von einem besonderen Sacke umhüllt und nur an einer Stelle mit demselben verbunden ist. Die Eier bilden sich in der Weise, dass immer die reiferen der Oberfläche zunächst gelagert erscheinen. Der Ausführgang (Eileiter) ist in der Regel nur einfach vorhanden. Nur bei den Octopoden und bei Loligo sagittata findet er sich doppelt (Fig. 159. *od od*), weist somit auf eine ursprüngliche Duplicität hin, die bei den übrigen — selbst bei Nautilus — durch Verkümmerung des einen Oviductes verloren ging. Der Eileiter geht nicht direct aus dem Eierstocke hervor, sondern entspringt aus der Ovarialumhüllung, so dass die Eier erst in letztere gerathen müssen, um in den Ausführgang gelangen zu können. Die Ausmündung des Eileiters ist in der Regel in dem Anfange des Trichters; nur bei denen, deren Männchen mit einem Begattungsarme versehen sind, ist sie weit nach hinten unter die Kiemen gerückt. Im Verlaufe des Oviducts zeigt seine Wandung bei den Octopoden eine wulstartig gestalteten, ringförmigen Drüsenbeleg aus radial zur Axe des Eileiters gestellten Schläuchen. Dieselben Drüsen sind bei Nautilus in grösserer Ausdehnung vorhanden, bis nahe an die Mündung verbreitet. Wo diese Drüsenorgane fehlen, werden sie durch ähnliche dicht an der Mündung gelagerte Secretionsapparate ersetzt. — Als accessorisches Organ des weiblichen Apparates erscheint ein Paar »Nidamentaldrüsen« benannter Drüsen, die aus länglichen lamellös gebauten Schläuchen bestehen, welchen auf der Vorderseite des Thieres gelagert, ihre kurzen Ausführgänge zur Seite der Geschlechtsöffnung münden lassen. Ihr Secret hat wohl seine Bedeutung in dem Zusammenkitten der Eier, welch' letztere bei den meisten Cephalopoden in traubenförmige Gruppen vereinigt werden. Vor den Nidamentaldrüsen trifft man noch ein Paar kleinere, aus dicht gewundenen Schläuchen bestehende Drüsenorgane, die mit den vorigen wohl eine ähnliche Function besitzen.

Fig. 167.



Eine ähnliche Peritonealkapsel (Fig. 167. *c*), wie sie um das Ovarium sich findet, umschliesst auch den Hoden (*t'*), der aus mehrfach verästelten zu einem Büschel vereinigten Blindschläuchen sich zusammensetzt. Diese sind gleichfalls an die Kapselwand befestigt, so dass auch hier die Keimstoffe erst in die Kapsel gelangen, um in das aus letzterer sich fortsetzende Vas deferens überzugehen. Das Vas deferens ist ein vielfach gewundener, anfänglich enger, dann weiter werdender Canal (*ve'*), der an letzterem Abschnitte, wie bei vielen Cephalophoren, die Bedeutung einer

Fig. 167. Mannliche Geschlechtsorgane von *Octopus*. *t'* Hoden. *c* Hodenkapsel. *ve* Ausführgang. *ve'* Erweiterung als Samenblase dienend. *g* Anhangsdrüse. *b.N.* Needhamsche Tasche.

Samenblase trägt. In die Wandungen des erweiterten Abschnittes sind Drüsen eingebettet und in manchen Fällen wird ein Theil der Wandung zu einem grösseren Drüsenorgane umgestaltet, so dass dieser Theil seine Bedeutung als Samenblase aufgibt, oder doch nur modificirt behält. Bei verschiedenen Octopoden finden sich noch ein oder zwei discrete Drüsenanhänge (*g*). Man kann alle diese drüsigen Bildungen, mögen sie einfach in die Wandungen eingebettet sein, oder als besondere Organe dem Vas deferens ansitzen, functionell mit einer Prostatadrüse vergleichen, deren Secret dem Sperma sich beimischt und zur Herstellung der eigenthümlichen Samenschläuche dient. Aus dem Ende des drüsigen Abschnittes oder nach Verbindung mit den erwähnten Drüsen nimmt der Samenleiter noch ein ansehnlicheres Anhangsgebilde auf (Fig. 167. *b.N.*), welches entweder deutlich von ihm abgesetzt ist (Octopus), oder als eine Erweiterung und einseitige Ausbuchtung des Samenleiters (bei Sepia und Loligo) erscheint. Der letztere Zustand deutet zugleich die Genese dieses Organes an. Diese »Needhamsche Tasche« dient als Behälter für die im drüsigen Theil des Samenleiters gebildeten Samenschläuche: Spermatophoren. Der übrige Theil des Ausführganges setzt sich in meist gleichmässiger Weise entweder in einen papillenförmigen, linkerseits in der Mantelhöhle gelagerten Vorsprung fort, oder mündet an der Basis einer solchen Papille nach aussen. Im letzteren Falle ist die Oberfläche der Papille mit einer Längsfurche ausgestattet.

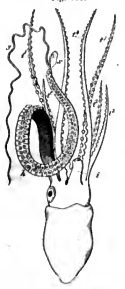
Obwohl man die letzt' aufgeführten Bildungen als Begattungsorgane ansprechen könnte, sie mit dem Penis der Cephalophoren vergleichend, so geht doch schon aus der geringen Länge des Organes und seiner tiefen Lage im Mantel hervor, dass an eine dem Penis der Cephalophoren analoge Function nicht gedacht werden kann. In dieser Function steht vielmehr ein anderes Organ, indem einer der Arme sich zum Begattungsorgane umgebildet hat. Bei Nautilus scheinen die Tentakel in dieser Beziehung zu fungiren, bei den Dibranchiaten liegen bestimmtere Zustände vor, und in der Betheiligung eines Armes an jenem Geschäfte zeigt sich eine stufenweise Verschiedenheit.

Der zum Begattungswerkzeuge umgebildete Arm ist unbeständig, in der Regel ist es einer von den der Bauchseite des Thieres angehörigen. Die Art der Umwandlung tritt in den einzelnen Abtheilungen in sehr verschiedenen Graden auf, bald erscheint sie blos in einer Veränderung einer Stelle an der Basis des Arms, die beträchtlich verbreitert ist und nur spärliche Saugnäpfe aufweist (wie bei Sepia), bald beruht sie in einer Veränderung der Saugnapfform auf grösserer oder geringerer Länge, oder es ist die Spitze des betreffenden Armes mit einer löffelförmig ausgehöhlten Bildung versehen (Octopus, Eledone).

Der höchste Grad dieser aus einer Anpassung hervorgegangenen Umformung äussert sich sowohl durch eine ansehnliche Vergrösserung des bezüglichen Armes, als auch durch eine differente innere Organisation. Man kennt solche Arme bei Argonauta und Tremoctopus. Der Begattungsarm entwickelt sich nicht wie die andern frei hervorsprossend, sondern er entsteht in eine Blase zusammengewunden, aus der er sich erst nach erlangter Ausbildung löst. Die Hüllhaut steht mit dem Rücken des Armes in Verbindung

und verbleibt auch nach ihrer Dehiscenz an demselben zurückgeschlagen. Eine ähnliche blasenförmige Umhüllung besitzt das vielfach zusammengewundene geisselförmige Ende des Arms (Fig. 168. *y*), welches erst bei der Begattung frei wird. Der Anhang sammt der umhüllenden Membran (*x*) entspricht dem modificirten Armende von Eledone und Octopus. Diese Begattungsarme besitzen die Eigenschaft, nach ihrer Ablösung noch längere Zeit in der Mantelhöhle des Weibchens fortzuleben, so dass man solche abgerissene Arme früher für parasitische den Trematoden verwandte Organismen gehalten hat. Von dieser den Begattungsarm »Hectocotylus« bezeichnenden Auffassung hat die ganze Einrichtung die Bezeichnung »Hectocotylie« erhalten. —

Fig. 168.



Die bei den Cephalophoren, wie bei andern Abtheilungen meist vereinzelt vorkommende Erscheinung der Spermatophorenbildung, ist bei der ganzen Classe der Cephalopoden die Regel geworden und erreicht hier ihren vollkommensten Grad. Im Allgemeinen stellt ein solcher Samenschlauch ein langes cylindrisches Gebilde vor, an welchem wir mehrere Hüllen und den Inhalt unterscheiden. Der letztere wird nur zum Theile aus Samenmasse gebildet, denn es findet sich in jedem Spermatophor immer noch eine eigenthümliche, den hinteren Abschnitt einnehmende Substanz vor, die man als explodirende Masse bezeichnen kann. Das Sperma wird schlauchförmig von einer besonderen Hülle umgeben und findet sich im vorderen Abschnitte des Spermatophors. Dahinter liegt das vordere, stempelförmige Ende eines langen, spiralig aufgewundenen Bandes, welches einen grossen Abschnitt des Spermatophors durchzieht und am hinteren Ende in die äusseren Hüllen übergeht. Die Substanz dieses Spiralbandes wird aus der vorhin erwähnten explodirenden Masse dargestellt. Mit Wasser in Berührung gekommen, beginnt nämlich das Spiralband sogleich sich zu strecken und treibt den samenumschliessenden Abschnitt zum Vorderende des Spermatophors hervor.

Ueber den Geschlechtsapparat der Cephalopoden vergl. Leuckart (Sepiola) A. Nat. 1847. S. 23. Duvernoy, Mém. de l'Acad. des Sc. Paris 1853. S. 245.

Bezüglich der Spermatophoren ist hervorzuheben, dass bei den meisten Cephalopoden jeweilig immer eine grössere Anzahl derselben gebildet wird, während einige (jene, die

Fig. 168. Männchen von *Tremoctopus Carenae*. t^1 Oberes, t^2 zweites Armpaar. t^3 Dritter linker Arm. t^4 Unteres Armpaar. *h* Hectocotylus-Arm. *x* Endblase desselben. *y* Fadenförmiger Anhang des Armes aus der Endblase gelöst. *i* Trichter.

mit Begattungsarmen versehen sind) nur einen einzigen auf einmal erzeugen. Dieser besitzt dann eine beträchtliche Länge, bei Tremoctopus Carenae nahebei zwei Fuss, und wird bei der letztgenannten Art knäuelförmig zusammengewunden getroffen. Die membranöse Hülle, welche die kleineren Spermatophoren der ganzen Länge nach umgibt, überzieht hier den Spermatophorenknäuel, so dass derselbe als ein von dünner Membran umschlossenes Packet entleert wird, wie ich mich in einem Falle überzeugen konnte. — Nach VAN DER HOEVEN kommt es bei Nautilus gleichfalls zur Bildung eines solchen knäuelförmigen Spermatophors. Ueber die Spermatophorenbildung vergleiche vorzüglich KROHN in Fror. N. Not. 1839, und MILNE-EDWARDS in Ann. sc. nat. III. XVIII. 1842.

Den Begattungsarm von Tremoctopus violaceus und Argonauta hat KÖLLIKER beschrieben. Bericht der zootom. Anstalt zu Würzburg 1849. Ueber das Männchen von Argonauta vergl. H. MÜLLER, Z. Z. 1851. Ferner über Tremoctopus Carenae VERANY und VOGT in Ann. sc. nat. III. XVII. R. LEUCKART in zoolog: Untersuch. III. 1854. Den Nachweis eines sehr ausgebreiteten Vorkommens hectocotylisirter Arme lieferte STEENSTRUP (Kongl. danske Videnskabernes Selskabs Skrifter 1856). Vergl. darüber auch TROSCHEL (Arch. Nat. 1857) und CLAUS (ibid. 1858).

Wie das Geschäft der Begattung mittelst des Armes vollzogen wird, ist noch nicht ermittelt, und namentlich ist es noch nicht klar, wie der Spermatophor in den Hectocotylusarm von Argonauta oder Tremoctopus eintritt, wo ein den Arm durchziehender Längscanal besteht, der unten ansehnlich erweitert ist.

Die Formelemente des Samens werden bei allen Otocardiern durch Samenfäden dargestellt, die aus einem dickeren Theile und dem haarartigen Anhange bestehen. Die Form des ersteren Stückes ist wechselnd. In der Mehrzahl ist das Köpfchen rundlich oder länglich, häufig ganz allmählich in den Fadenanhang übergehend. Bei Vielen ist es spiralig gedreht (manche Gasteropoden, Pteropoden).

Siebenter Abschnitt.

Wirbelthiere.

Allgemeine Uebersicht.

§ 176.

Für den Stamm der Wirbelthiere bieten sich schärfere Charaktere als sie für die meisten übrigen bestehen. Eine bestimmtere Abgrenzung und eine genauere Kenntniss des embryologischen wie des paläontologischen Materials gibt der Vergleichung einen festeren Boden und gestattet für die organologischen Umwandlungen in den einzelnen Abtheilungen den Nachweis eines leitenden Fadens.

Für die Gesammtorganisation ist das Auftreten eines inneren Skeletes (zuerst als Axenskelet) in bestimmten Lagerungsbeziehungen zu den übrigen Organsystemen, sowie die Gliederung des Körpers in gleichwerthige Abschnitte hervorzuheben. Diese Metamerenbildung äussert sich mehr oder minder deutlich an den meisten Organen, und durch ihre Ausdehnung auf das Axenskelet gliedert sich auch dieses allmählich in einzelne Abschnitte, die Wirbel. Diese sind aber nur als der theilweise Ausdruck einer Gesammtgliederung des Körpers anzusehen, die insofern wichtiger ist, als sie früher auftritt als am anfänglich ungegliederten Axenskelete. Sie kann daher als primitive oder Urwirbelbildung aufgefasst werden, an welche die Gliederung des Axenskelets als secundäre Wirbelbildung sich anschliesst. Indem das Axenskelet die Länge des Körpers durchzieht, theilt es denselben in einen dorsalen und ventralen Abschnitt, von denen jeder einen Hohlraum umschliesst. Im dorsalen Raume lagert das centrale Nervensystem. Die ventrale Cavität birgt die Organe der Ernährung, die Excretions- und Geschlechtsorgane. Der Darmcanal erstreckt sich durch die Länge der ventralen Leibeshöhle. Er beginnt mit einem durch die Leibeswand selbst begrenzten Abschnitte, der als Athmungshöhle fungirt. Die Organe der Athmung sind somit nicht mehr ausschliesslich Theile des Integuments.

Durch die Lagerungsbeziehungen der Hauptorgansysteme werden verwandtschaftliche Beziehungen zu gewissen Stämmen der Wirbellosen gänzlich ausgeschlossen, vor allem sind das Mollusken und Arthropoden. Dagegen finden sich unter den Würmern bereits Zustände vor, an welche die Wirbelthiere sich anknüpfen lassen. Bei den Tunicaten ist die Lagerung des Nervensystems zur Athmungshöhle und zum Darmcanal eine gleiche, sowie auch die erste Anlage des Nervencentrums mit jener der Wirbelthiere übereinkommt, und auch ein Axenskelet besteht wenigstens für einen Körperabschnitt im Larvenzustande (der Ascidien) in derselben Form, wie es bei allen Wirbelthieren anfänglich auftritt (Chorda dorsalis), und bei vielen persistirt.

Diesen übereinstimmenden Verhältnissen stellt sich als bedeutendste Eigenthümlichkeit der Wirbelthiere die Gliederung des Körpers gegenüber, durch die jedoch eine Ableitung niederster Wirbelthierformen von den Ascidien verwandten Organismen keineswegs ausgeschlossen wird, da der gegliederte Körper einen ungegliederten Zustand als nothwendig voraussetzt. So geht auch bei allen Wirbelthieren der durch die Urwirbelbildung sich äussernden Gliederung ein Entwickelungsstadium voraus, in welchem eine ungetheilte Leibesanlage besteht, die mit jener durch Kowalewsky für Ascidien nachgewiesenen Form bedeutungsvolle Uebereinstimmung zeigt. In dem ungegliederten Organismus der Ascidien lässt sich zum gegliederten Körper der Wirbelthiere dasselbe Verhältniss erkennen, wie es zwischen andern ungegliederten Würmern (z. B. den Plattwürmern) zu andern gegliederten Organismen (Annulaten und Arthropoden) besteht. Während diese jedoch sich nur in geringerem Grade von den Stammformen entfernen (am wenigsten die Annulaten, die wir deshalb auch den Würmern beizählen), sondert sich der Wirbelthierorganismus durch bedeutende, alle Organsysteme betreffende Differenzirungen von seinen den Würmern zugerechneten Stammformen, so dass wir nur

durch die Vergleichung seiner niedersten Zustände die bestehenden Anschlüsse gewahr werden.

Die innerhalb des Wirbelthierstamms sich sondernden Abtheilungen bieten nur theilweise nähere Beziehungen zu einander, theilweise sind die sie verknüpfenden Formen vollständig unbekannt. Die Organisation der unteren Abtheilungen entspricht dem Aufenthalte im Wasser, in welchem Medium die bedeutendste Divergenz der Entwickelung vor sich ging. Als Resultat derselben erkennen wir zwei grosse Abtheilungen. Die eine wird nur durch eine einzige noch lebende Art repräsentirt: *Amphioxus*, welcher in den ersten Entwickelungszuständen die Verwandtschaft mit Ascidienformen am meisten zeigt. Das Axenskelet wird nur durch die Chorda dorsalis vorgestellt, welche gleichartig sich durch die Länge des Körpers erstreckt. Darüber lagert das strangartige Centralnervensystem. Unter dem vordern Abschnitte des Axenskelets erstreckt sich die Athmungshöhle, deren durchbrochene Wände einen in seinen Texturverhältnissen an die niedersten Zustände erinnernden Stützapparat (Kiemenskelet) besitzen. Im Grunde der Athmungshöhle beginnt das Darmrohr. Ein Gefässsystem vertheilt sich im Körper, und erweist sich, wie bei Würmern an vielen Stellen contractil, daher die Abtheilung als die der *Leptocardier* benannt ward. Auch die Sinnesorgane bieten einen mit niederen Würmern verwandten Zustand. Da noch kein Kopf gesondert ist, kann man sie als *Acrania* (Häckel) der andern Abtheilung gegenüberstellen. Die Differenzirung eines Kopfes bildet bei dieser das hervorragendste allgemeine Merkmal, an welchem sowohl der in einen Schädel umgewandelte vordere Abschnitt des Axenskelets, als die Differenzirung des vorderen Abschnittes des centralen Nervensystems in ein Gehirn participirt. Die bedeutendsten Sinnesorgane sind mit dem Kopfe verbunden, ihm angelagert oder in ihn eingebettet. An dem Gefässsystem ist ein Abschnitt als Herz differenzirt. In dieser Abtheilung der *Craniota* (Häckel) findet sich wieder eine Scheidung in zwei. Die eine davon bilden die *Cyclostomen*, Fische, die durch die Verhältnisse des Skelets und der Athmungsorgane, durch das unpaare Geruchsorgan, und die der Kiefer entbehrende zum Saugen eingerichtete Mundöffnung ausgezeichnet sind. Sie entbehren zugleich der paarigen Gliedmaassen. Zwei Gruppen, *Myxinoiden* und *Petromyzonten*, bilden die Repräsentanten. Von den Cyclostomen nicht direct ableitbar, stellt sich die zweite grosse Abtheilung dar, welche von jener durch paarige die Mundöffnung begrenzende Kieferstücke unterschieden ist, und den grössten Theil der Fische, sowie alle höhern Abtheilungen der Wirbelthiere begreift. Ich bezeichne sie als *Gnathostomen*. Sie besitzen paarige Gliedmaassen. Ihr Skelet ist höher differenzirt, wenn auch die Chorda dorsalis in den unteren Abtheilungen noch eine bedeutende Rolle spielt und häufig persistirt. Diese unterste Abtheilung wird durch *Fische* gebildet. Ihre Athmungsorgane sind Kiemen. Hierher gehören zunächst: 1) die *Selachier*, 2) die *Holocephalen* (Chimaera) und 3) die *Dipnoi* (Lepidosiren, Protopterus). Die ersteren, in zwei grosse Familien (Rochen und Haie) getheilt, müssen als Nächstverwandte jener Stammformen gelten, von denen sowohl die übrigen Fische als die höheren Wirbelthiere sich ableiten.

Die Holocephalen und Dipnoi bilden auslaufende Abtheilungen, die sich nicht in höher differenzirte Formen fortsetzen, wenn auch bei den Dipnoi durch die Betheiligung einer Lunge an der Respiration eine Verwandtschaft mit den Amphibien besteht. Von den Selachiern zweigen sich zuerst die *Ganoiden* ab, deren Gesammtorganisation den Selachiern am nächsten steht. In früheren Perioden eine reichentfaltete Abtheilung vorstellend, sind sie gegenwärtig auf wenige Formen beschränkt, die als Ueberreste einander sehr entfernt stehender Gruppen gelten müssen. Den primitiven Verhältnissen am nächsten stehen die Chondrostei oder Störe, divergentere Gruppen repräsentiren die Holostei, in denen ein knöchernes Skelet an die Stelle des bei den Selachiern und Stören bestehenden Knorpelskeletes getreten ist.

An die Ganoiden reihen sich die *Teleostier*, Knochenfische, die überwiegende Mehrzahl der heutigen Fische bildend, sie leiten sich von den Ganoiden ab, da ihre Organisationseigenthümlichkeiten grossentheils aus Reductionen und einseitigen Differenzirungen der bereits bei Ganoiden bestehenden Verhältnisse hervorgingen. Von dieser in zahlreiche Gruppen verzweigten Abtheilung haben die Physostomen (Malacopteri) die mindesten Rückbildungen erlitten, sie stehen daher den Ganoiden am nächsten, indess die übrigen Ordnungen, Pharyngognathi, Anacanthini, Acanthopteri, Plectognathi und Lophobranchii durch weitere, mehr oder minder tief greifende Modificationen um Bedeutenderes von den Stammformen sich entfernt haben.

Als zweite Abtheilung der Gnathostomen erscheinen die *Amphibien*, zu denen bereits unter den Fischen die Dipnoi eine, wenn auch nicht unmittelbare Uebergangsform bildeten. Die Organisation ist dem Aufenthalte im Wasser angepasst, welches für Alle das ursprüngliche Medium ist. Die bei den Fischen bestehende Athmung durch Kiemen bleibt daher auch in dieser Abtheilung. Aber das bei den Fischen als Schwimmblase erscheinende, bei den Dipnoi bereits als Athmungsorgan (Lunge) fungirende Gebilde, nimmt bei Allen Theil an der Athmungsverrichtung, und macht den Organismus zum Aufenthalt ausserhalb des Wassers geeignet. Bei einer Abtheilung der Amphibien bleiben die Kiemen mit den Lungen während des ganzen Lebens bestehen (*Perennibranchiaten*). Den Uebrigen (*Caducibranchiaten* [Häckel]) kommen Kiemen nur während der ersten Entwickelungszustände zu, die sich dadurch als Larvenstadium kennzeichnen. Der Kiemenapparat schwindet und die Lunge übernimmt seine Rolle und wird ausschliessliches Athmungsorgan. Bei Einigen bleibt selbst nach dem Schwinden der Kiemen noch eine Kiemenspalte offen (*Derotremen*), indess die Anderen selbst diese Spur verlieren, und entweder in der übrigen Organisation mit den Derotremen übereinstimmen (*Salamandrinen*), oder besonders bezüglich des Skeletes vielfache zum Theil als Rückbildungen auftretende Modificationen erleiden, von denen das Schwinden des Schwanzes am meisten hervortritt (*Anura*). Endlich kommt hierzu noch die kleine Abtheilung der *Gymnophiona* (Coecilia), die als Rest einer sehr frühzeitig vom Hauptstamm der Amphibien abgezweigten Formenreihe erscheinen, und ausser dem Extremitätenmangel durch zahlreiche kleinere Eigenthümlichkeiten von den Uebrigen sehr verschieden sind.

Gemeinsamen Stammes mit den Amphibien ist eine andere grosse Abtheilung, in welcher eine Weiterentwickelung der bei jenen bestehenden Verhältnisse sich ausprägt. Schon bei der ersten Leibesanlage aus dem Ei bilden sich Eigenthümlichkeiten aus, indem nicht das gesammte Eimaterial zum Aufbau des Körpers verwendet wird. Ein Theil der Anlage geht in eine den Embryo umhüllende Haut, das Amnion, über. Indem dieses bei Reptilien gegebene Verhalten sowohl bei Vögeln als Säugethieren fortbesteht, können sie als Amniota zusammengeschlossen und den Anamnia gegenübergestellt werden. Allen *Amnioten* ist der Mangel von Kiemen gemeinsam. Der dieselben bei den Anamnia tragende Apparat (Kiemenbogen) wird zwar während der embryonalen Entwickelung angelegt, und bezeugt damit die Abstammung von kiementragenden Formen, allein es kommt nicht zu einer Entwickelung respiratorischer Organe, und das System der Kiemenbogen wird theils zu anderen Functionen umgestaltet, theils geht es zu Grunde.

In der ersten Abtheilung der Amnioten zeigen die *Reptilien* im Kreislaufapparat niedere Zustände in unvollständiger Scheidung des arteriellen und venösen Blutstroms. Bei den Meisten besteht schon im Herzen eine Mischung beider Blutarten, und bei vollkommener Scheidung der Herzräume (Crocodile) findet ausserhalb des Herzens eine Mischung statt. Zahlreiche, durch manche Organisationsverhältnisse sehr divergent sich verhaltende Abtheilungen bestanden in früheren Zeitperioden; nur einige haben sich in noch lebende Formen fortgesetzt. Zu ersteren zählen jene, welche Uebergänge zu Amphibien, zum Theile, wie die Ichthyosauri zu Fischen vermittelten, andererseits zu den noch existirenden, die unter sich nur wenig Zusammenhang besitzen. Als erste Unterabtheilung müssen die *Saurier* (Eidechsen) angeführt werden. Saurierartige Formen bilden auch den Ausgangspunct für die *Ophidier* (Schlangen), in denen mit der Rückbildung der Gliedmaassen eine Reihe von Organisationseigenthümlichkeiten sich ausbildete. Die dritte Abtheilung, die der *Chelonier* (Schildkröten), hat sich sogar noch manche Organisationsverhältnisse erhalten, die an Amphibien erinnern, während bei den *Crocodilen* nähere Verwandtschaftsbeziehungen zu Sauriern besonders zur Familie der Monitoren, bestehen.

Eng an die Reptilien schliessen sich die *Vögel* an, zu denen von den Reptilien her mehrere fossile Uebergangsformen bekannt sind. Solche sind die Gattungen Compsognathus und Archaeopteryx, erstere den Reptilien näher stehend, letztere den Vögeln, denen sie, eine besondere Abtheilung (*Saururi*) repräsentirend, eingereiht werden kann. Durch die Umwandlung einzelner Theile, besonders jener der Gliedmaassen, von denen die vorderen zu Flugwerkzeugen sich gestalten, sowie durch Modificationen des Integumentes, bildet sich für diese Abtheilung ein scharf abgegrenzter Charakter aus, der noch durch die vollständige Scheidung der beiden Blutbahnen, eine weitere Eigenthümlichkeit empfängt. Ungeachtet der äusserlich erscheinenden Mannichfaltigkeit der Formen bietet der Vogelorganismus wenig Divergenz in den einzelnen Familien dar, die wir in zwei Abtheilungen zusammenfassen.

Eine niedere Abtheilung stellen die *Ratitae* (Huxley) dar, zu denen die Strausse und Apteryx gehören. Mangelndes Flugvermögen auf Grund ge-

ringerer Entwickelung der Vorderextremität und eine eigenthümliche Beschaffenheit des Gefieders unterscheidet sie von der zweiten Abtheilung, sowie sie auch durch manche andere Organisation den Reptilien näher verwandt sind. Die zweite Abtheilung bilden die *Carinatae* (HUXLEY), bei denen die Ausbildung der Flugorgane mit einer Reihe gemeinsamer anderer Eigenthümlichkeiten verbunden ist.

Die letzte grosse Abtheilung bilden die *Säugethiere*, die von den Reptilien und Vögeln durch eine weite Kluft getrennt, viel tiefer ihre Abstammung herleiten. Die Ernährung der Jungen durch ein Hautdrüsensecret (Milch) des mütterlichen Organismus ist gemeinsamer Charakter, der mit dem Stattfinden der Geburt vor der völligen Ausbildung des Körpers erworben zu sein scheint. Eine Abtheilung, die der *Monotremen* oder Ornithodelphi, bietet noch manche Verwandtschaftsverhältnisse mit niederen Classen dar. Daran reihen sich die *Didelphia* (*Marsupialia*). Auch hier wird das Junge in einem noch wenig ausgebildeten Zustand geboren und macht einen grossen Theil seiner Entwickelung ausserhalb des mütterlichen Organismus durch, vom Marsupium der Mutter beherbergt und mit der Milch jener Drüsen ernährt. Von dieser Abtheilung (Beutelthiere) erscheinen die übrigen Säugethiere (*Monodelphia*) hervorgegangen, indem ein längerer Aufenthalt des Embryo im mütterlichen Körper von einer Verbindung des ersteren mit dem letzteren begleitet wird. Durch diese eine Placenta hervorbringende Verbindung leistet die Mutter die Ernährung des Embryo auf directerem Wege, wodurch der Mangel eines marsupialen Zustandes aufgewogen wird. Diese monodelphen oder placentalen Säugethiere sondern sich wieder nach mehreren Richtungen in verschiedene Zweige. Einer davon wird durch die *Ungulata* vorgestellt, bei denen Theile der Gliedmaassen manche Rückbildungen eingegangen sind. Die *Artiodactylen* mit den Schweinen und Wiederkäuern bilden Eine Gruppe, indess die *Perissodactylen* mit den Einhufern, Tapiren und Rhinoceroten eine andere darstellen. Zwischen beide reihen sich die Tylopoden. Mit den Artiodactylen durch mancherlei Organisation nahe verwandt, müssen auch die *Cetaceen* hierher gezählt werden.

Während bei all' diesen die Verbindung der Mutter mit der Frucht ohne Bildung einer Decidua stattfand, nimmt bei den Uebrigen der mütterliche Organismus durch Bildung einer Decidua näheren Antheil an der Entwickelung der Jungen. Nur in einer Abtheilung, bei den *Edentaten*, ist jener niedere Zustand geblieben, oder es ist eine Rückbildung eingetreten. Sie haben aber mit den Andern die Erhaltung der Gliedmaassenenden gemein. Je nach der Form der Placenta scheiden sich die *Deciduaten* in mehrere Gruppen. Die der *Zonoplacentalia* umfasst nebst einigen in der gegenwärtigen Periode sehr isolirt stehenden Gruppen die der *Proboscidea* (Elephas) und die *Lamnungia* (Hyrax); ferner die *Carnivoren*, von denen die Pinnipedier eine das Wasser bewohnende Abzweigung sind. Die andern Gruppen bilden die *Discoplacentalia*, unter welchen die *Prosimiae* eine Stammgruppe vorstellen. Die *Rodentia* repräsentiren einen Seitenzweig, einen anderen die *Insectivoren*, mit denen ein dritter, jener der *Chiroptern*, nahe verwandt ist. In engerem, namentlich durch die Arctopitheci vermittelten Anschlusse an die Prosimiae stehen

die *Simiae* (*Pitheci*), von denen die Platyrrhinen die niedere, die Katarrhinae die höheren Formen umfassen, welch' letztere im Menschen, als dem höchst entwickelten Organisationszustand des Säugethiertypus ihren Abschluss finden.

Literatur.

Fische: A. Monro, The structure and physiologie of fishes. Edinburgh 1785. Deutsch von Schneider 1787. — J. Müller, Vergl. Anatomie der *Myxinoiden*, A. B. 1835—45. — Derselbe, Ueber den Bau und die Grenzen der *Ganoiden*. A. B. 1846. — Rathke, Bemerkungen über den inneren Bau der *Pricke*. Danzig 1825. — Derselbe, Ueber den Bau des Querders. Beitr. z. Gesch. der Thierwelt IV. Halle 1827. — J. Müller, Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lubricum. A. B. 1844. — Goodsir, Transact. Royal Soc. of Edinburgh XV. i. — Quatrefages, Ann. sc. nat. III. iv. — Cuvier et Valenciennes, Hist. nat. des poissons I—XXII. Paris 1828—49. — Agassiz et Vogt, Anatomie des Salmones. Neufschatel 1845. — Leydig, Beiträge zur mikroskop. Anatomie und Entwickelungsgeschichte der *Rochen* und *Haie*. Leipzig 1852. — Owen, Description of *Lepidosiren annectens*, Transact. Linn. Soc. XVIII. — Bischoff, Lepidosiren paradoxa. Leipzig 1840. — Hyrtl, Lepidos. parad. Abhandl. der böhm. Ges. d. Wiss. 1845. — Peters, Lepidosiren. A. Phys. 1845.

Amphibien: Cuvier, in Recueil d'observations de Zoologie et d'Anat. comp. I. 1805. — Rusconi et Configliachi, Del Proteo anguineo di Laurenti monografia. Pavia 1818. — Rusconi, Amours des Salamandres aquatiques. Milan 1821. — Derselbe, Hist. naturelle, développement et metamorphose de la Salamandre terrestre. Pavie 1854. — J. Müller, Beiträge zur Anatomie der Amphibien. Z. Ph. IV, 1832. — Dugès, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Paris 1834. — Mayer, Zur Anatomie der Amphibien. Analecten für vergleichende Anatomie. Bonn 1835. — Calori, Sulla Anatomia del Axolotl. Mem. della Accademia delle sc. dell' istituto di Bologna III. 1851. — Rathke (Coecilia annulata). A. A. Ph. 1852. S. 334. — Leydig, Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853. — L. Vaillant (Siren lacertina). Ann. sc. nat. IV. xviii.

Reptilien: Tiedemann, Anat. u. Naturgesch. des Drachen. Nürnberg 1811. — Bojanus, Anatome testudinis europaeae. Vilnae 1819. — Schlegel, Essai sur la physiognomie des serpens. Amsterdam 1837. — Dumeril et Bibron, Erpétologie générale. Paris 1834—54. — Duvernoy (Serpens), Ann. sc. nat. I. xxx. — Rathke, Entwickelungsgesch. der Natter. Königsberg 1837. — Derselbe, Entwickelung der Schildkröten. Braunschw. 1848. — Derselbe, Ueber die Entwickelung und den Körperbau der Krokodile. Braunschw. 1866. — Calori (Uromastix), Mem. della Accad. delle sc. dell'ist. di Bologna III. ii. 1863. — Günther (Hatteria), Phil. Tr. R. S. 1867. II.

Vögel: Tiedemann, Anatomie und Naturgesch. der Vögel. Heidelberg 1810—14. — Owen, On the anatomy of the southern apteryx. Transact. Z. Soc. II. iii. — Derselbe, Art. Aves in Todds Cyclopaedia I.

Säugethiere: Meckel, J. Fr., Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica. Lips. 1826. — Owen, Art. Monotremata in Todds Cyclopaedia III. — Derselbe, Art. Marsupialia in Todds Cyclopaedia III. — Vrolik (Dendrolagus), Verhand. d. Konink. Acad. Amsterd. V. — Gurlt, Handb. der vergl. Anat. der Haussäugethiere. 4. Aufl. Berlin 1860. — Brandt (Lama), Mém. Acad. St. Petersbourg 1841. — Owen (Giraffe), Transact. Z. Soc. II. — Derselbe (Rhinoceros), Transact. Z. Soc. IV. ii. — Milne-Edwards, Alph. (Moschiden), Ann. sc. nat. V. ii. — Camper, Observations sur la structure intime et le Squelette de Cétacées. Paris 1820. — Rapp, die Cetaceen, Stuttg. und Tübingen 1837. — Vrolik, Natuur- en ontleedkund. Beschouwing van den Hyperoodon. Haarlem 1848. — Eschricht, Untersuch. über die nordischen Walthiere. Leipzig 1849. — Rapp, Anatom.

Untersuchungen über die Edentaten. 2. Aufl. Tübingen 1852. — OWEN (Myrmecophaga jubata), Tr. Z. Soc. IV. — HYRTL (Chlamydophorus truncatus), D. W. IX. 1855. — PALLAS, Nov. spec. quadrup. e glirium ordine. Erlangen 1778. — CAMPER, descript. anat. d'un Elephant mâle. Paris 1802. — FISCHER, Anatomie der Maki. Frankf. 1804. — BURMEISTER, Beiträge z. nähern Kenntniss der Gattung Tarsius. Berlin 1846. — VROLIK (Stenops), Nieuwe Verhandel. Acad. Amsterd. X. — VAN DER HOEVEN (Stenops), Verhand. Acad. Amst. VIII. — OWEN, Monograph on the Aye-Aye. London 1863. — PETERS (Chiromys), A. B. 1865. — TYSON, Anatomy of a Pygmy. London Sec. edit. 1751. — VROLIK, Rech. d'anat. comp. sur le Chimpansé. Amsterdam 1841. — DUVERNOY, G. L., Caract. anat. des grands singes. Archives du Muséum VIII. — Für die Anatomie des Menschen wird auf die Handbücher verwiesen.

Integument.

§ 177.

Die Körperhülle der Wirbelthiere unterscheidet sich von jener der Wirbellosen durch grössere Sonderung vom Bewegungsapparate, indem der bei den letzteren verbreitete Hautmuskelschlauch als Verbindung der Muskulatur mit dem Integumente, nicht mehr vorkommt. Beide bilden gesonderte Theile. Zwar treffen wir mit dem Integumente der höheren Wirbelthiere contractile Organe in grosser Verbreitung, allein diese gehören nicht zum Bewegungsapparate des Körpers, sondern stellen selbständige Bildungen vor, die blos auf das Integument Bezug haben. Sie bilden vielmehr Bewegungsorgane des Integuments selbst, oder von ihm aus gebildeter Theile. Sie fehlen den unteren Abtheilungen.

Bei allen Wirbelthieren scheidet sich das eigentliche Integument oder die Cutis in zwei Straten, die Lederhaut (Corium) und die Oberhaut (Epidermis). Die letztere ist wohl aus den Epithelialbildungen Wirbelloser hervorgegangen und besteht wie dort aus Schichten meist einfacher Zellen.

Das untere als Lederhaut bezeichnete Stratum des Integumentes wird immer durch Bindegewebe dargestellt, welches in den tieferen Schichten locker gewoben, als »Unterhautbindegewebe« erscheint. Durch mannichfache Durchkreuzung der Faserelemente erhält die Lederhaut eine gewisse derbe Beschaffenheit. In ihr verbreiten sich die Blutgefässe und Nerven der Haut, die durch letztere zugleich Sinnesorgan wird und speciell dem Tastsinne dient. Aber auch die höheren Sinnesorgane nehmen ihre Entwickelung aus dem Integumente, wobei die Epithelialschichte desselben in verschiedenem Maasse betheiligt ist. Häufig ist die Lederhaut der Sitz von Pigmenten, welche in verschieden gestalteten Zellen eingelagert sind. Sowohl an Dicke als in der feineren Textur bietet sie zahlreiche, aber untergeordnete Verschiedenheiten. Als eigenthümliche Bildungen erscheinen warzenartige Erhebungen ihrer Oberfläche, die von niedrigen Hügelchen bis zu langen konischen oder auch fadenförmigen Fortsätzen variiren. Diese Hautpapillen werden

in den höheren Abtheilungen der Wirbelthiere der Ausgangspunct einer Reihe complicirterer Organe, die wir in ihren äussersten Zuständen als Feder- und Haarbildungen kennen lernen.

Contractile Formelemente (Muskelfasern) finden sich gleichfalls in der Cutis und zwar bei Vögeln und Säugethieren vor. Sie bieten meist eine gruppenweise Anordnung, und dienen zur Bewegung besonderer Hautgebilde (der Federn und Haare). Ihr Fehlen in den niedern Abtheilungen zeigt, dass sie nicht aus dem Hautmuskelschlauche niederer Thiere abgeleitet werden können.

Eine andere Modification der bindegewebigen Cutis geht durch Texturveränderung vor sich, indem sich Theile derselben durch Verknöcherung in Hartgebilde umwandeln, entstehen in die Haut eingebettete Knochenplatten der verschiedensten Form, auf welche wir beim Hautskelete näher eingehen müssen.

Endlich stehen mit der Cutis Drüsenorgane in Verbindung, die jedoch von der Epidermis her gebildet werden und deshalb zu den Epidermoidalorganen zählen. Sowohl durch diese Beziehungen, als auch durch die grössere Mannichfaltigkeit der Differenzirungen, stellt sich die Epidermis als ein überaus wichtiger Theil des Integuments dar, in welchem man keineswegs eine indifferente Ueberzugsschichte des Körpers erblicken darf.

Die Zellen der Epidermis bilden stets mehrfache Schichten, welche die Lederhaut mit allen ihren Erhebungen und Einsenkungen überkleiden. Die einzelnen Epidermisschichten verhalten sich so zu einander, dass die unteren, der Lederhaut näher liegenden, als jüngere erscheinen, und auf den oberflächlichen Schichten verloren gegangene Theile durch Neubildung ersetzen. Diese tieferen Zellen zeigen als die jüngsten Formbestandtheile der Epidermis meist indifferente Zustände. Die aus ihnen zusammengesetzte Schichte grenzt sich häufig namentlich bei Säugethieren von der oberen deutlich ab und wird dann als Stratum Malpighii bezeichnet. In der Consistenz, der Verbindungsweise und der Form bieten die Epidermiszellen zahlreiche, besonders bei Fischen ausgeprägte Verschiedenheiten. Bei den im Wasser lebenden Wirbelthieren (Fische und Amphibien) ist die gesammte Epidermis locker, ihre Elemente sind weich, wodurch die ganze Schichte häufig eine gallertartige Beschaffenheit erhält. Diesen bei vielen Fischen aus weichen Epidermiszellen bestehenden, zuweilen beträchtlich dicken Ueberzug hat man lange Zeit für eine von Hautdrüsen abgesonderte Schleimschichte gehalten. Dem weichen Zustande der Epidermis der im Wasser lebenden Wirbelthiere stellt sich ein anderer gegenüber, der in den höheren Abtheilungen bestehend, durch Festwerden der Epidermiselemente charakterisirt ist. Dieser bildet eine der wichtigsten Modificationen der Epidermis und entsteht durch Verhornung ihrer Zellen. Dieselben bilden dann resistente Plättchen, die, ineinander geschoben, in verschiedenem Maasse abgegrenzte, feste Theile vorstellen. Der Verhornungsprocess betrifft immer nur die oberflächlichen Epidermisschichten, die tieferen bleiben auch hier indifferent. Mit stärkerer Verdickung der verhornten Epidermisschichten entstehen mannichfaltige Formationen von Platten, Höckern und schuppenartigen Gebilden, wie solche

bei den *Reptilien* verbreitet sind. Die Lederhaut nimmt jedoch auch an sen Gebilden Antheil, indem sie fast immer jenen Epidermisformationen sprechende Erhebungen besitzt. Die Schuppen von Eidechsen und Schla sind somit Fortsätze der gesammten Cutis. Dieser verhornte Ueberzu sich bei den *Vögeln* nur an beschränkteren Körpertheilen erhalten den Kiefern als Schnabelscheide, wie an den Füssen in Form von Ta Plättchen, Höckern u. s. w. Zu den Säugethieren ist dieses Verhäl nicht in allgemeiner Weise fortgesetzt. Die in einzelnen Abtheilungen in noch engeren Kreisen vorkommenden Hornbildungen der Epidermis nicht direct auf die bei Reptilien bestehende Organisation zu beziehen. sind vielmehr immer nur aus Anpassungen an bestimmte äussere Ver nisse hervorgegangen. Dagegen treffen wir an einzelnen Körperstellen H gebilde der Epidermis, die bei ihrer grossen Verbreitung und Beständi als vererbte Einrichtungen gelten müssen. Es sind die Nägel und Kla bildungen an den Enden der Gliedmaassen. Schon bei den Amph (Salamander) finden sich Andeutungen hiefür; bei Reptilien und Vögeh scheinen sie allgemein, wo nicht, wie bei den Vögeln, unter Reductio Gliedmaassenendes eine Umbildung der Vordergliedmaasse zu einem I organe Platz gegriffen hat. Doch fehlen auch hier an rudimentären Fir Krallenbildungen nicht ganz. Durchgehend finden wir sie bei den Sä thieren, wo mit der Verkümmerung einzelner Finger oder Zehen eine minösere Entfaltung des verhornten Epidermisabschnittes zur Hufbil hinführt. Nur bei vollständiger Umwandlung der Extremitäten gehen Hornbedeckungen der Endphalangen verloren, wie an drei oder vier längerten Fingern der Hand der Fledermäuse, und an der Hand der Ceta

Cuticularbildungen der Epidermis sind bei Cyclostomen (in der Haut von Petrom beobachtet. Die dünne Cuticularschichte wird von feinen Porencanälen durchsetz spaltet sich mit den unter ihr liegenden Zellen, stellt somit keine fest cohäri Schichte vor; sie bildet wohl einen Ausläufer der bei Würmern bestehenden Er nungen. Die Verhältnisse der Epidermiszellen sind bezüglich der Form und V dungsweise sehr mannichfach in jenen Abtheilungen, wo die Verhornung entwede gar nicht aufgetreten, oder nur in beschränkter Weise erscheint. Mehr Gleichart tritt bei der Verhornung der oberflächlichen Schichte auf. In dem Gefüge der E misschichte spielen ineinandergreifende Fortsätze der Zellen (Riff- und Stachelz eine bedeutende Rolle. Sie sind bei Fischen und Amphibien wie bei Säugeth beobachtet.

Die Pigmentbildungen des Integumentes können in beiden Schichten desselbe kommen. Auch bei den Säugethieren ist die Cutis häufig der Sitz von Pigment. die Epidermis gefärbt erscheint, ist das Malpighi'sche Stratum die Lagerstätte de bung. — Verhornung der Epidermisschichte, wie sie bei den Reptilien zuerst Gesammtoberfläche des Körpers auftritt, bietet im Wesentlichen nur quantitative renzen, indem die mannichfachen selbständig unterschiedenen Producte der Verhc überall mit der allgemeinen Hornschichte zusammenhängen. Unter den Reptilien diese Schichte ausser den erwähnten Höckern und Schuppen auch stachelartige Fo an verschiedenen Stellen der dorsalen Fläche des Körpers bei Eidechsen (Phryn etc.) Sie ist als in Platten gesonderte Hornschichte auf der Oberfläche des Hautsl der Schildkröten am mächtigsten entwickelt. Ihre Tafeln entsprechen jedoch nic

darunter gelegenen Knochenplatten, sondern sind von diesen vollständig unabhängig abgegrenzt. Aehnliche Hornplatten, die jedoch mit jenen keinen verwandtschaftlichen Zusammenhang besitzen, vielmehr aus selbständigen Anpassungen hervorgingen, kehren unter den Säugethieren bei den Edentaten wieder, wo der Hautknochenpanzer bei Dasypus, Chlamyphorus u. a. entsprechende Hornplatten trägt. Eine bis jetzt unermittelte Modification bieten die »Schuppen« von Manis, die nageiartig gebaute Hornplatten vorstellen, in welche die Lederhaut sich fortsetzt.

In den Nagel-, Krallen- und Hufbildungen geht die Lederhaut durch reichliche Entwickelung ihres Papillarkörpers Veränderungen ein. Sie bildet leistenartige Erhebungen, oft, wie bei den Hufen, von bedeutender Grösse, an denen dann wieder papillenartige in die verhornte Masse einragende Fortsätze vorkommen können. Bezüglich der Structur schliessen sich hier die Hörner vom Rhinoceros an, sowie die Hornscheiden der Stirnzapfen der Wiederkäuer. In der Haut der Cetaceen sind diese Papillen gleichfalls sehr entwickelt, so dass sie in die dicke Epidermisschichte mit einragen. Im Uebrigen treffen sich Papillarbildungen bei Säugethieren, auch bei Vögeln nur an den nackten Stellen selbständig, während sie an den Feder- und Haartragenden mit diesen Gebilden in Zusammenhang stehen (Leydig). Bringt man hiemit in Verbindung, dass sie bei den Reptilien durch die Schuppen und Höcker etc. vertreten sind, so begründet sich damit die Auffassung, dass in letzteren der Ausgangspunct für die in den höheren Abtheilungen so differenten Integumentgebilde gesucht werden muss.

In der Textur der Lederhaut geben sich gleichfalls viele Eigenthümlichkeiten zu erkennen. Von solchen kann die Art der Schichtung des Bindegewebes hervorgehoben werden. Sowohl bei Fischen und Amphibien als bei Reptilien bietet diese eine regelmässige Anordnung dar, indem horizontal geschichtete Lamellen von senkrecht aufsteigenden Zügen oder Bündeln durchsetzt und je nach der Menge der letzteren wieder selbst in grössere oder kleinere Bündel aufgelöst werden. Die Gesammtanordnung bietet sich dann in ausnehmend regelmässiger Weise dar. Bei Vögeln und Säugethieren ist dieses Verhalten verschwunden, und die Durchflechtung der Bindegewebsbündel ist eine unregelmässige geworden. Die Entwickelung von elastischem Gewebe innerhalb der Lederhaut nimmt bei Fischen ihren Anfang, bald in den oberflächlichen, bald in den tieferen Schichten auftretend. Aus einzelnen Anpassungen entspringen wieder vielfältige Eigenthümlichkeiten. Sehr reiche Netze bildet das elastische Gewebe in den spreitbaren Fortsatzbildungen des Integuments, wie z. B. in den Flughäuten. In jenen der Fledermause stellt es zierliche dichte Netze dar. (Vergl. Leydig, Histologie u. A. A. Ph. 1859. S. 677.)

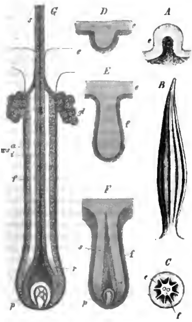
Epidermoidalgebilde.

§ 178.

Von den Epidermoidalgebilden der Haut nehmen Federn und Haare theils durch ihre Verbreitung in den beiden oberen Abtheilungen der Wirbelthiere, theils auch durch ihre eigenthümliche Erscheinung eine hervorragende Stelle ein. Man pflegt beide als sehr nahe verwandte Bildungen anzusehen, da sie sowohl in ihren Beziehungen zur Haut als auch in äusserlichen Verhältnissen manches Uebereinstimmende bieten. Dennoch ergeben sich beide bei Beachtung der genetischen Verhältnisse als ganz divergente Bildungen. Die Entwickelung der Feder lehrt, dass dieses Gebilde sich viel näher an die mannichfaltigen Höcker- und Schuppenbildungen der Reptilien anreiht, als

an das Haar der Säugethiere. **Die erste Anlage für die Feder stellt einen höckerförmigen Vorsprung** (Fig. 169. *A*), keine Einsenkung in dem Integumente dar. Die Federbildung setzt also eine Bildung von Hauthöckern voraus, wie sie bleibend nur noch bei Reptilien vorkommen. Jene Höcker wachsen in papillenförmige Fortsätze (Fig. 169. *B*) aus (Federzotten) und diese erscheinen aus einer äusseren Epidermislage (*Ce*) und einer darunter befindlichen Cutispapille (*f*) zusammengesetzt. Ehe sie eine bedeutendere Länge erreichen, stimmen sie mit den Höckern und Plättchen des Integuments der Reptilien überein. Auch die Anordnung dieser ersten Federanlagen in bestimmt abgegrenzte Felder (Federfluren, Pterylien) verweist auf Verhältnisse, die bei den Reptilien in der Anordnung der grösseren und kleineren Schuppen bestehen. Die Feder ist in jenem einfachen Zustande somit ein blosser Fortsatz der Epidermis und der darunter liegenden Cutis. Die Einsenkung der die Cutispapille tragenden Federanlage in die Haut und die damit entstehende Bildung eines »Federfollikels« ist eine spätere Erscheinung; ebenso wie die Differenzirung der Feder in Schaft und Fahne. Diese Trennung tritt erst nach Abstossung einer aus der ersten Anlage stammenden Epidermisschichte (Federscheide) auf, und so lange die letztere besteht, ist das ganze Gebilde noch viel näher mit einem Höcker des Reptilienintegumentes verwandt. In den Formverhältnissen der Feder ergeben sich je nach der Ausbildung des Schaftes oder der Fahne zahlreiche unseren Zwecken fernstehende Verschiedenheiten.

Fig. 169.



Die bei der Federentwickelung erst spät auftretende Bildung eines Follikels, der in die Cutis eingesenkt den als »Spule« bezeichneten Abschnitt des Schaftes der Feder und die in denselben sich verlängernde gefässreiche Pa–

Fig. 169. *A* Erste Anlage der Feder als papillenartige Erhebung. *e* Epidermisschichte. *B* Federzotte. *C* Querschnitt durch eine solche. *e* Epidermisschichte. *f* Gefässhaltige Coriumschichte. *D* Erste Anlage des Haarfollikels. *e* Epidermispapille. *E* Weiter eingesenkter Haarfollikel. *F* Differenzirung desselben. *f* Faserhülle des Follikels. *s* Haaranlage. *p* Haarpapille. *G* Entwickelter Haarfollikel. *f* und *p* wie vorhin. *s* Haarschaft. *r* Haarwurzel. *a* Aeussere, *i* innere Wurzelscheide. *gl* Talgdrüsen.

pille umschliesst, charakterisirt das erste Auftreten des Haares, für welches eine papillenartige Epidermisverdickung ein sehr frühe und rasch vorübergehender Zustand ist. Vergleicht man die Entwickelung des Haares mit jener der Feder, so kann man sagen, dass der erste Zustand der Feder beim Haare nur angedeutet ist und in seiner Weiterbildung übersprungen wird; denn das Haar legt sich nicht in jener vorübergehenden Erhebung, sondern immer in einem von der Epidermis aus in die Cutis eingewucherten Follikel (vergl. Fig. 169. *D E F*) an, in dessen Grund gleichfalls eine Cutispapille (*F. p*) sich erhebt. Aus der eingewucherten Epidermis differenziren sich sowohl der Schaft des Haares, an welchem die betreffenden Zellen einen Verhornungsprocess erleiden, als auch Theile des Follikels (die Wurzelscheiden Fig. 169. *G. i. a*). Die verschiedenen Formen der Haare, mögen sie als Wollhaare oder Borsten oder Stacheln erscheinen, sind nur Modificationen eines und desselben Zustandes der ersten Anlage.

Die genetische Verschiedenheit von Feder und Haar ist nur in der Entwickelung der ersten Befiederung ausgeprägt. Das spätere Federkleid sowie alle Deck- und Contourfedern nehmen in taschenförmigen Einsenkungen oder Follikeln ihre Anlage. Aehnliche Bildungen wie die Scheide an der Federzotte finden sich auch an diesen später entstehenden Federn. Sie bleiben nach dem Durchbruch der Feder theilweise, den Kiel umgebend, als röhrenförmige Gebilde in der Federtasche. Die Cutispapille, auf der die Feder entsteht, und welche als Ernährungsorgan der Feder betrachtet werden kann, verlängert sich nach Maassgabe des Velums der Feder mehr oder weniger in den Schaft, dessen von ihr ausgefüllter Raum von einer festen Hornschichte umwandet, als Kiel oder Spule bezeichnet wird. Nach beendetem Wachsthum schrumpft die Papille. Bezüglich der Anordnung der Federn vergl. NITZSCH, System der Pterylographie, herausgegeben von BURMEISTER. Halle 1840. Hinsichtl. des Baues und der Entwickelung RECLAM, de plumarum evolutione. Lips. 1846. SCHRENK, de format. plumae. Mitau 1849. REMAK, Entwickelungsgesch. LEYDIG, Histologie. FATIO in Mém. de la Soc. de Phys. de Genève XVIII. Von den verschiedenen Formzuständen der Feder sind zwei besonders beachtenswerth. Die eine zeichnet sich durch geringere Stärke des Schaftes aus, der zugleich mit untereinander unverbundenen Fiederchen besetzt ist, oder nur rudimentär erscheint, so dass dann die ganze Feder durch eine Gruppe jener Fiederchen repräsentirt wird. In diesem Zustande erscheint das Gefieder der Ratiten, und ähnlich verhält sich auch das erste Federkleid (Flaum, Pluma) der Carinaten. Es repräsentirt somit den ersten Zustand der Befiederung, der sich bei den Ratiten dauernd erhält. Mit dem Hervorbrechen der Contourfedern (Pennae) wird bei den Carinaten eine weitere Entwickelung des Gefieders gegeben, wenn auch die dem ersten Flaume ähnliche Bildung unter den Contourfedern fortbesteht. Das Charakteristische der letzteren liegt in dem durch eigenthümliche Verrichtungen bedingten Aneinanderschliessen der Fiederchen in der Fahne, wodurch besonders die Federn gewisser Regionen (Steuer- und Schwungfedern) zu Oberfläche vergrössernden und der Luft beim Flug Widerstand leistenden Theilen werden. Diese weitere Entwickelung der Feder ist somit ein wesentlicher Factor für die Entfaltung des Flugvermögens in jener Abtheilung.

Die Verbreitung des Haars als eine Integumentbildung ist für die Säugethiere allgemein, wenn sie auch zuweilen nur an beschränkten Körperstellen vorkommt (Cetaceen). Sehr häufig, wo das Haarkleid im ausgewachsenen Zustande ein beschränkteres ist, besteht es früher vollständiger, und auch dem Menschen kommt während der letzten Embryonalperiode im »Lanugo« eine allgemeine Haarbedeckung zu, die auf Vererbung einer reichlichern Haarentfaltung hinweist. Je nach der Stärke des Haars ist

der seine Wurzel bergende Follikel entfaltet, und die in seinem Grunde befindliche Papille kann sich bei Borsten- oder Stachelbildungen bedeutend weit in die Axe des Haarschaftes fortsetzen, wie dies auch bei manchen Tasthaaren der Fall ist. Die Vertheilung der Haare ist minder regelmässig als die der Federn, doch lässt sich nicht selten gleichfalls eine reihenweise Anordnung wahrnehmen. In der Regel entspricht jedem Follikel ein einziges Haar, doch kommen auch büschelförmige Gruppirungen vor, so dass Ein Follikel aus einzelnen Ausbuchtungen mehrere Haare entspringen lässt. Diese sind dann entweder gleichartig oder sie sind ungleichartig, indem ein Follikelcomplex mit einem stärkeren Contourhaare eine Anzahl von feinen Wollhaaren entsendet. Die Scheidung der Haare in Contourhaare (Stachelhaare) und Wollhaare ist eine mit der bei den Vögeln bestehenden parallele Erscheinung, die jedoch nicht unmittelbar mit jener zusammenhängt. — Hinsichtlich des feineren Baues der Haare vergl. HEUSINGER, System der Histolog. II. Eisenach 1823. REISSNER, Nonnulla de hom. mammaliumque pilis diss. Dorpati 1853. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Haare. Breslau 1854. LEYDIG in A. A. Ph. 1859. S. 677. WELCKER, Abhandl. der naturforsch. Ges. z. Halle IX. (auch mit Untersuchungen über die bei Bradypus-Embryonen vorkommende Ablösung einer continuirlichen Epidermisschichte).

§ 179.

Als andere Epidermoidalorgane sind die **Drüsen** der Haut zu nennen, die gleichfalls aus Einsenkungen der Epidermis entstehen. Solche Gebilde sind jedoch schon Differenzirungen einfacher Zustände, die als Vorläufer der Drüsenbildung sich darstellen. Bei den Fischen scheinen einzelne Zellen der Epidermis als secretorische zu fungiren, indem ihr Inhalt in feine Körnchen zerfällt (Schleimzellen, Becherzellen) und nach aussen entleert wird. Diese Zellen, häufig von ansehnlicher Grösse, zuweilen auch in regelmässiger Anordnung zwischen den übrigen vertheilt, sind somit als einzellige Drüsen anzusehen, wie denn auch von ihnen eine freie Ausmündung erkannt wurde. Sie finden sich selbst noch bei Amphibien vor, bei denen schon complicirtere Hautdrüsen auftreten und sogar in mehrfachen Formen unterschieden werden können. Bald sind es schleimabsondernde Drüsen, balde solche, die ein specifisches Secret bilden. Diese Drüsen vertheilen sich meist über die ganze Haut. Bei Einigen finden sie sich an bestimmten Körperstellen reichlicher entwickelt. In ihrem Baue erscheinen sie meist als einfache Follikel. Verbreitet sind Hautdrüsen bei den Reptilien, wo sie besonders bei Sauriern bekannt sind und zuweilen auf je einer Schuppe ausmünden. Sie fehlen ebenso den Vögeln nicht. In beiden Classen bieten sich einzelne solcher Hautdrüsen zu ansehnlichen specifischen Apparaten umgebildet und in verschiedenartigen Anpassungszuständen dar. Bei den Säugethieren scheiden sie sich in zwei scharf getrennte Gruppen: Schweiss- und Talgdrüsen, die letzteren (Fig. 169. *gl*) meist in Verbindung mit den Haarbälgen. In den einzelnen Abtheilungen lassen Hautdrüsen verschiedenen Anpassungen folgend, oft sehr complicirte in der Qualität des Secretes wie in der Oertlichkeit des Vorkommens verschiedene Drüsenorgane hervorgehen (Moschusdrüsen, Zibetdrüsen etc.)

Die wichtigste Differenzirung von Hautdrüsen erfolgt bei allen Säugethieren in der Bildung von Milchdrüsen, die zur Geschlechtsfunction in Beziehung treten. Sie finden sich regelmässig an der ventralen Körperfläche, meist in symmetrischer Lagerung.

Jede »Milchdrüse« (Mamma) besteht aus einem Complexe einzelner Drüsenschläuche, die entweder getrennt bleiben, oder ihre Ausführgänge vereinigen.

Bei den Monotremen treten diese Organe noch wenig aus der Reihe anderer Hautdrüsen. Jede der beiden hier bestehenden »Milchdrüsen« wird durch eine Gruppe von Schläuchen gebildet, die einzeln die Haut durchsetzen. Das die Mündungen tragende Feld ist nur durch mangelndo Behaarung ausgezeichnet und liegt in der Ebene des benachbarten Integumentes. Bei Echidna liegt es später in je einer taschenförmigen Einsenkung, die zur Aufnahme des Jungen zu dienen scheint. In beiden Fällen saugt das Junge das auf die Oberfläche des Drüsenfeldes entleerte Secret.

Bei den übrigen Säugethieren ist das Drüsenfeld durch eine papillenartige Vorragung ausgezeichnet, die Zitze, welche die Mündungen der Drüsen trägt, und beim Saugen vom Munde des Jungen umfasst wird. Die Anpassung der Zitzen an die Mundorgane des Säuglings lehrt, dass wir es hier mit einer durch das Saugegeschäft erworbenen Einrichtung zu thun haben, die als eine fernere Differenzirung des bei Monotremen bestehenden einfacheren Verhältnisses aufzufassen ist. Durch die Zitzenbildung wird von nun an jeder eine »Milchdrüse« darstellende Drüsencomplex äusserlich bemerkbar. Die Zahl der durch die Zitzen unterscheidbaren Milchdrüsen ist für die einzelnen Abtheilungen verschieden. Sie entspricht im Allgemeinen der Zahl oder doch dem Maximum der Zahl der gleichzeitig erzeugten Jungen. Beim Vorkommen von mehr als einem Zitzenpaar werden häufig einige Drüsen abortiv, so dass neben den ausgebildeten und functionsfähigen Drüsen, nicht fungirende, rückgebildete Organe bestehen, die durch die rudimentären Zitzen erkennbar sind. Aehnlicherweise rückgebildet ist der ganze Apparat bei den Männchen.

Als eine Anpassung des Integumentes an die durch Milchdrüsen geleistete Ernährung der Jungen sind die bei *Beutelthieren* bestehenden Hautduplicaturen hervorzuheben, durch welche ein die zitzentragende Fläche des Abdomens umschliessender Sack, das Marsupium, gebildet wird. Seine Ausbildung scheint zu dem Grade der Reife der neugeborenen Jungen im umgekehrten Verhältnisse zu stehen, was wiederum dem Entwickelungsgrade des Uterus entspricht.

Die einzelligen Drüsen der Fische und Amphibien bieten Verbindungen mit dem Integumente wirbelloser Thiere, namentlich der Würmer dar. Zahlreiches Detail hat Fr. E. Schulze (Archiv f. mikr. Anat. III. S. 137) mitgetheilt. Drüsengebilde eigenthümlicher Art finden sich vereinzelt bei Fischen vor. Hieher gehören die von Leydig beim Stör und bei Cyclostomen genauer untersuchten Schleimsäcke, die bei den Myxinoiden Zellen mit einem darin liegenden Spiralfaden enthalten. Unter den Amphibien bilden Hautdrüsen bei Salamandrinen, auch bei Kröten, einen ansehnlich entwickelten Apparat. Bei den Reptilien sind die Moschusdrüsen der Crocodile und einiger Schildkröten, die

Schenkeldrüsen der Eidechsen als bedeutender entwickelte Drüsenorgane zu nennen. Ueber die Haut und ihre Drüsenorgane bei Amphibien und Reptilien s. LEYDIG, N. A. L. C. XXXIV. Bei den Vögeln besteht als hieher zu rechnende Drüse die Bürzeldrüse (Glandula uropygii), die über den letzten Schwanzwirbeln gelagert, aus zwei grossen mehr oder minder untereinander verbundenen Lappen zusammengesetzt wird. Diese stellen jedoch Complexe von einzelnen Drüsen vor, indem sie bei vielen Schwimmvögeln mehrfache Ausmündungen besitzen. Das Verhalten bei den meisten übrigen Vögeln, wo für jeden Lappen nur ein Ausführgang besteht, wird als eine secundäre Vereinigung beurtheilt werden müssen.

Der Hautdrüsenapparat der Säugethiere ist vielfach mit den Haarfollikeln verbunden, indem nicht nur die Talgdrüsen fast regelmässig, sondern auch die Schweissdrüsen häufig ihre Ausführgänge in die Haarbälge einsenken. Beiderlei Drüsen sind mehr durch die anatomische Beschaffenheit als durch die Qualität des Secretes, welches doch nur für einzelne Fälle bekannt ist, zu unterscheiden, wie denn eine und dieselbe Drüseuform an verschiedenen Localitäten eine verschiedene Verrichtung besorgt. Als Schweissdrüsen werden einfachere, häufig gewundene Schlauche bezeichnet, während die Talgdrüsen mehr gelappte Bildungen vorstellen. Häufig vereinigen sich mehrere derselben an einem Haarbalg, sie können sogar im Verhältniss zu letzterem so ansehnlich entwickelt sein, dass der Haarbalg als ein Anhang der Drüse sich darstellt. Ausserordentlich zahlreiche Modificationen erleiden die Talgdrüsen in Form, Zahl, Grösse, wie auch in der Qualität des Secretes, Veränderungen, die von Anpassungen abzuleiten sind. Anzuführen sind: die Gesichtsdrüsen der Fledermäuse, die Kopfdrüsen der Antilopen, die auf dem Thränenbein mancher Wiederkäuer (Hirsche, Schaafe, Antilopen) liegenden Drüsen; die Schläfendrüse des Elephanten, die Seitendrüsen der Spitzmäuse, die Sacraldrüse von Dicotyles, Leistendrüse der Hasen, die bei vielen Raubthieren vorhandenen, auch bei Beutelthieren, Nagern, Edentaten vorkommenden Analdrüsen, die bei den Viverren zu den sogenannten Zibethdrüsen modificirt sind, ferner die Vorhautdrüsen der Moschusthiere (Moschusdrüsen), die Cruraldrüse der männlichen Monotremen, Klauendrüsen der Schaafe und anderer Wiederkäuer. In allen diesen Fällen, für welche die bezüglichen Literaturnachweise in den grösseren Handbüchern zu suchen sind, finden sich anatomisch nur Abänderungen einer und derselben Grundform ausgesprochen, in wie verschiedenen Beziehungen das Secret zum thierischen Haushalte auch stehen mag.

Als solche Modificationen haben wir auch die Milchdrüsen gedeutet, in deren Secret, als einer emulsiven Flüssigkeit, diese Beziehungen sogar noch wahrzunehmen sind. Ihre Anlage in beiden Geschlechtern spricht für ein sehr frühzeitig erworbenes Verhältniss zur Geschlechtsfunction. Ihre Genese ist wenigstens beim Menschen gleich jener anderer Hautdrüsen (s. LANGER, D. W. III. 1851), doch ist die Eigenthümlichkeit vorhanden, dass jede »Milchdrüse« aus einer einzigen Anlage hervorgeht. Die Einzeldrüsen entstehen durch Wucherungen dieser Anlage, die also einmal sämmtlich vereinigt sind. Das Vorkommen eines einzigen Ausführgangs für den Drüsencomplex entspricht diesem Stadium. Die Bildung mehrfacher Ausführgänge ist somit ein Differenzirungsprocess. Ob dieser für die Monotremen Geltung hat, ist fraglich, vielmehr scheint hier die Anlage aus einer Summe von Drüsen gebildet zu werden. Sie bestehen meist aus schlauchförmigen oder gelappten Drüsenpartien, die je zu einem Complexe sich vereinigen, und ihre Ausführgänge einzeln oder verbunden auf der Zitze ausmünden lassen. Die Zahl schwankt von 2—12, und auch die Lagerung dieser Drüsencomplexe ist sehr verschieden. Hierauf bezüglich ist zu bemerken, dass sie bei den Raubthieren, Insectivoren, Nagern zu 4—12 vorhanden, die Bauchgegend bis an die Brustregion einnehmen. Sie bilden zwei Reihen, ähnlich auch bei den Schweinen. Bei manchen Beutelthieren beschränken sie sich in kreisförmiger Anordnung auf die Bauchregion, ebendaselbst liegen die zwei Mammae anderer Beutelthiere (Macropus, Phascol-

arctus, Phascolomys etc.), sowie der Monotremen. In der Weichengegend liegen sie bei den Pferden, den Wiederkäuern, den Walfischen, bei den letzteren zur Seite der Urogenitalöffnung, je von zwei seitlichen Hautfalten begrenzt. Bei Elephanten wie bei den Sirenen finden sie sich am Thorax vor. Ebendaselbst auch bei Bradypus, bei den Fledermäusen, den Affen wie beim Menschen, indess die zwei oder vier Milchdrüsen der Halbaffen noch beträchtliche Schwankungen zeigen. Dieselben liegen bald zu einem Paar in den Weichen (Chiromys), bald zu zwei Paaren am Bauche und an der Brust (Tarsius, Stenops), oder ein Paar liegt am Bauche und zwei Paar an der Brust (Lemur, Otolicnus). Die Zahl der auf den Zitzen mündenden Ausführgänge (Ductus galactophori) ist verschieden. Bedeutender ist sie bei den Affen wie beim Menschen; 5—10 Oeffnungen finden sich bei Raubthieren u. a., zwei bei Pferden, wogegen sie bei den Schweinen, den Wiederkäuern und Walfischen in einen einzigen sinusartig erweiterten Ausführgang in jeder Zitze zusammengeflossen sind.

Die Anpassungen des Integumentes an die Einrichtungen der Brutpflege bieten in fast allen Abtheilungen der Wirbelthiere vielfach verschiedene, unter sich des genetischen Zusammenhanges entbehrende Zustände dar. Unter den Fischen können die Bruttaschen genannt werden, welche bei den männlichen Syngnathen längs des Abdomens die Eier aufnehmen. Bei den Amphibien bildet die Haut des Rückens die Eier bergende wabenartige Räume bei der weiblichen Pipa, und bei den Beutelfröschen (Notodelphys) formt sie sogar einen grösseren Sack. Bei den Vögeln betheiligen sich besondere Stellen der Haut des Abdomens an der Bildung der »Brütflecke« (viele Schwimmvögel), und bei den Säugethieren ist das oben erwähnte »Marsupium« hieher gehörig. Diese durch einen Muskel verschliessbare Tasche ist bei Macropus am mächtigsten entwickelt, am geringsten bei Didelphys Opossum. Bei den meisten Beutlern ist sie nach vorne zu offen, nach hinten bei Choeropus und Perameles. Die Innenfläche ist vom übrigen Integumente durch mangelnde Behaarung ausgezeichnet, sowie durch schlüpfrige Beschaffenheit, die durch reichliches Hautdrüsensecret bedingt scheint.

Hautskelet.

§ 180.

Die als Verknöcherung bezeichnete Texturveränderung der Cutis lässt das Integument in andere functionelle Beziehungen treten. Durch Verknöcherung einzelner Theile steigert sich nicht blos sein Werth als Schutzorgan, sondern es kann auch die Rolle eines Stützapparates für innere Theile übernehmen. Obwohl bei dem Vorhandensein eines inneren Skeletes die Bedeutung eines Hautskeletes im Allgemeinen nur eine untergeordnete ist, so zeigt letzteres doch nicht blos eine grosse Verbreitung, sondern auch besonders bei noch wenig differenzirtem inneren Skelete eine bedeutende Wichtigkeit. Die grösste Verbreitung bei bedeutender Mannichfaltigkeit bietet das Hautskelet bei den

Fig. 170.

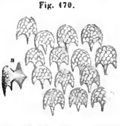


Fig. 170. Knochenschüppchen aus der Haut eines Selachiers (Heterodontus) von der Oberfläche gesehen. *a* Ein einzelnes in seitlicher Ansicht.

Fischen dar. Wenn auch die kleinern Knochenplättchen (Fig. 170) in der Haut der Selachier wenig oder gar nicht zu einer Skeletbildung beitragen, so können sie doch als der Ausgangspunct einer in den übrigen Abtheilungen reichen Hautknochenentfaltung angesehen werden. Bei den Haien sind diese »Placoidbildungen« über die Gesammtoberfläche des Körpers verbreitet, mit breiter Basis dem Corium eingefügt, mit dem freien Theile meist in mehrere Spitzen auslaufend. Bei einer grösseren Flächenausdehnung dieser Gebilde entstehen Knochentafeln, wie wir solche bei den Ganoiden antreffen. Sie lagern entweder zerstreut oder dicht aneinander im Integumente, zum Theile mit den Rändern sich deckend, oder es finden sich grössere Knochenplatten an einzelnen Stellen; bei anderen tritt diese Bildung zurück. An der Stelle der massiven Platten oder Tafeln finden wir bei den meisten Teleostiern schwächere Knochenplättchen als **Schuppen**, die zum Theile in besonderen Einsenkungen der Haut eingebettet sind. Die erste Anlage der Schuppen erscheint gleichfalls als Ossification einer Papille der Lederhaut, allein das weitere Wachsthum sowohl in die Fläche als in die Dicke scheint durch die Wandung der Schuppentasche besorgt zu werden, durch Schichten, die von daher auf die Schuppe sich ablagern. Bei vielen Teleostiern erleiden diese Schuppen Rückbildungen und können auch vollständig verschwinden. In anderer Richtung entstehen dann wieder Gebilde, die sich weit von der Schuppenbildung entfernen, wie die Knochenplatten und Stacheln der Plectognathen, bei denen es unter festerer Verbindung der Platten zu einer zusammenhängenden Panzerbildung kommen kann (Ostracion), ähnlich wie auf etwas andere Weise auch bei den Lophobranchiern. Die Verschiedenheit der Entstehung dieser Gebilde von den Knochentafeln der Ganoiden lässt sie nicht unmittelbar dort anreihen.

Fig. 171.



Von besonderer Wichtigkeit werden die Ossificationen des Integumentes an jenen Körperstellen, wo Theile des inneren Skeletes an die Oberfläche treten. Den Knorpeloberflächen des inneren Skeletes legen sich an jenen Stellen Ossificationen auf, welche dem Integumente angehören, indem sie in demselben entstehen, ganz wie Knochentafeln an anderen Stellen der Körperoberfläche. Sie bilden unter bestimmter Anordnung erscheinende Knochenplatten.

Fig. 171. Kopf von *Acipenser sturio* von oben, die das knorpelige Cranium deckenden Knochenschilder vorstellend. (Nach Heckel u. Kner.)

die besonders am Kopfe mit Beständigkeit auftreten und dort die Anfänge des knöchernen Schädels, zunächst des Schädeldaches vorstellen (vergl. Fig. 171). Diese Hautknochen gehen dann durch Vererbung auf alle mit knöchernem Schädel versehenen Wirbelthiere über und verbinden sich mit Ossificationen, welche später selbständig am Knorpelschädel auftreten. Das erste Auftreten dieses Verhaltens trifft sich bei den Ganoiden mit knorpeligem Skelete. Neben den grossen Knochentafeln, die theilweise schon bei den Teleostiern ihre oberflächliche Lagerung einbüssen, finden sich zahlreiche kleinere vor, von denen der grösste Theil nicht typisch wird. Die specielleren Verhältnisse werden wegen dieser Beziehungen zum inneren Skelete bei letzterem auseinandergesetzt werden. Uebrigens sind es nicht Schädelknochen allein, welche aus Ossificationen des Integumentes hervorgehen, auch andere Skelettheile (z. B. die Clavicula) nehmen eine ähnliche Entstehung.

Die bei Fischen verbreiteten Hautknochengebilde treffen wir auch in den folgenden Classen; für die *Amphibien* sind die fossilen Archegosaurier anzuführen, bei denen Hautknochen in Gestalt von schildförmigen Tafeln verbreitet waren. Auch hier scheinen die Beziehungen zu den Deckknochen des Schädels noch fortzubestehen. Nur in ganz rudimentärer Form finden wir solche Hautknochen vereinzelt bei lebenden Amphibien (Ceratophrys, Brachycephalus), dagegen sind sie ausgedehnter bei *Reptilien* vorhanden, die sich hierdurch dem alten Amphibienstamme nähern. Bei den Teleosauriern wie bei den Crocodilen stellen Hautknochen über das ganze Integument verbreitet eine Art Panzer vor und auch bei manchen Eidechsen (Scincoiden) finden sich aneinanderschliessende knöcherne Platten im Integumente in allgemeiner Verbreitung. Solche Hautossificationen bilden bei den *Schildkröten* durch ihre Verbindung mit inneren Skelettheilen eine einseitig entwickelte Form des Hautskelets, sowohl an der dorsalen Fläche des Körpers als Rückenschild, wie an der ventralen als Bauchschild oder Plastron.

Während die bei allen Reptilien bestehenden Hautknochen wahrscheinlich als eine Fortsetzung des Knochenpanzers der Fische gelten dürfen, müssen wir die Ossificationen, die in einigen Abtheilungen der *Säugethiere* (Edentaten) vorkommen, als selbständige aus Anpassungen hervorgegangene Einrichtungen beurtheilen. Schon aus dem Umstande, dass dieser Panzer sich auch über den Kopf fortsetzt, während bis zu den Reptilien die Bepanzerung des Schädels mit der Deckknochenbildung auf dem Primordialcranium zusammenfiel, geht hervor, dass hier die Integumentbildung ursprünglich mit jener der übrigen Säugethiere im Allgemeinen gleichartig war, und dass erst secundär Knochenplatten sich bildeten.

Die Verwandtschaft der verschiedenartigen Hartgebilde im Integument der Fische äussert sich auch im feineren Baue. Die Placoidschüppchen der Haie enthalten in ihrem freien vorspringenden Theile nur feine, meist verästelte Canälchen (Zahnröhrchen), die von einem weiteren Binnenraume im Basalstucke ausgehen. Man könnte so diese Bildungen als Hautzähne bezeichnen, wie denn auch mit den Kieferzähnen dieser Fische die grösste Uebereinstimmung besteht. Bei den Ganoiden enthält die mit der Cutis verbundene Partie der Schuppe gleichfalls weitere Räume (Havers'sche Canäle). Da-

gegen finden sich in der Grundsubstanz Knochenkörperchen vor. Die nahen Beziehungen zwischen Zahnbein und Knochengewebe machen es verständlich, wenn das eine des andere vertritt, sowie auch bei den Schuppen der Teleostier bald der eine, bald der andere Zustand gegeben ist. Die Knochenkörperchen finden sich aber dann ebenfalls an der unteren Fläche der Schuppe, und die obere Schichte wird von einer Substanzlage gebildet, die, bald von feinen Ausläufern der Knochenkörperchen durchsetzt, die Bildung des Zahnbeins trägt, oder aus mehr gleichartigen Lamellen von Knochensubstanz dargestellt wird. Diese bei den Schuppen der Ganoiden mächtiger entwickelte Schichte war Veranlassung zur Aufstellung der Abtheilung der »Schmelzschuppen«, da man jene Schichte als Schmelz- oder Emailsubstanz gedeutet hatte. S. LEYDIG (Z. Z. V. S. 47) und dagegen Reissner (A. A. Ph. 1859. S. 254), der zwar ebenfalls die Uebereinstimmung der fraglichen Schichte mit dem Zahnschmelz in Abrede stellt, allein derselben eine bedeutendere Selbständigkeit vindicirt. Dass der feinere Bau der Schuppen sich auch an den den Schädel deckenden Knochen wiederholt, ist von grosser Wichtigkeit, weil daraus die Bedeutung der letzteren als »Hautknochen« weiter begründet wird. (Siehe hierüber unten beim Kopfskelet). Dem Hautskelete der Fische gehören endlich noch die Flossenstrahlen an, welche bei den Haien und Chimären durch die sogenannten »Hornfäden« wenigstens functionell vertreten sind. Letzteres sind borstenförmige, concentrisch geschichtete aus einer dem Chitin verwandten Substanz bestehende Gebilde, welche sowohl in die Haut der paarigen als der unpaaren Flossen eingebettet sind. Dagegen stellen die Flossenstrahlen Ossificationen vor. Eigenthümlich ist das Zurücktreten der Epidermis bei Entfaltung der Hautossificationen. Sie fehlt an den hervorragenden Stellen häufig ganz, oder bildet nur eine relativ unbedeutende Schichte. Vergleichende Untersuchungen über die Ossificationen des Integumentes der Fische fehlen noch, da die histiogenetischen Verhältnisse kaum berücksichtigt sind. Ausser AGASSIZ, Poissons foss. vergl. QUECKETT, Histological Catalogue of the College of Surgeons. W. C. WILLIAMSON, Phil. Transact. 1849. 1851.

Der Hautknochenschild von Ceratophrys (C. dorsata) ist ohne Beziehung zum inneren Skelete, dagegen besteht eine solche bei Brachycephalus, indem ein breiter Knochenschild mit dem 4—8. Wirbel vereinigt ist, und vor diesem zwei viel kleinere, der erste mit dem 1—2. Wirbel, der zweite mit dem dritten.

Das vollständigste Hautskelet besitzen die Schildkröten, bei denen in den einzelnen Gattungen Rücken- und Brustschild einen verschiedenen Grad der Verknöcherung aufweist. Im Integumente des Rückens entstehen anfänglich einzelne Ossificationspuncte, welche, sich vergrössernd, in ausgedehnte Knochenplatten übergehen, die in einer medianen, den Dornfortsätzen der Wirbel entsprechenden Reihe und zwei seitlichen Reihen angeordnet erscheinen. Ausserdem kommen noch am Rande des Rückenschildes besondere »Marginalplatten« hinzu. Charakteristisch für das dorsale Hautskelet der Schildkröten ist seine Verbindung mit inneren Skelettheilen. So gehen die Dornfortsätze der Rückenwirbel, den des letzten ausgenommen, in die mittleren Knochenplatten des Rückenschildes über, sowie die rippenähnlichen Querfortsätze allmählich von den seitlichen Tafeln des Rückenschildes umwachsen werden, so dass bei manchen Schildkröten (Seeschildkröten) nur der Anfangs- und Endtheil jenes Rippenstückes, bei anderen (Landschildkröten) nur der Anfangstheil ausserhalb der entsprechenden Hautknochentafel zu finden ist. In der Verbindungsweise der einzelnen Knochenstücke des Hautschildes finden sich mancherlei Differenzen. Die Zahl der medianen Platten, von denen 8 die genannte Verbindung eingehen, kann je nach der Ausdehnung des Brustschildes auf 13 steigen. Von Seitenplatten kommen 8 Paare vor. Am variabelsten sind die Randplatten, welche bei Trionyx sogar fehlen. Der Bauchschild (Plastron), welchen wir dem Hautskelete zurechnen, wenn auch die Möglichkeit zugegeben werden kann, dass Elemente einer Sternalbildung sich an seiner Zusammensetzung betheiligen, wird meist aus 9 discreten

Stücken gebildet, von denen je 4 paarig sind, eines unpaar. Letzteres findet sich zwischen den beiden vordersten Paaren. Bei einigen Trionychiden (Cryptopus, Cycloderma) fehlt ein Paar dieser Stücke, selten fehlt das unpaare Stück (Staurotypus). Diese einzelnen Stücke erhalten sich bei den Chelonien und Trionychiden getrennt, indem die Ränder derselben sich gar nicht erreichen. Bei den Emyden wie bei den Testudiniden schreitet die Verknöcherung rascher vor und die einzelnen Stücke verbinden sich theils durch Nähte untereinander, theils mit seitlichen Fortsätzen mit den Randplatten des Rückenschildes. Bei einigen Gattungen erhalten sich Abschnitte des Bauchschildes beweglich, der vordere Theil ist es bei Pyxis, der hintere bei Cinosternum, Cistudo u. a. Ueber das Hautskelet der Schildkröten vergl. PETERS, A. A. Ph. 1839. S. 290. RATHKE, Entwickelung der Schildkröten. OWEN, Phil. Transact. 1849. S. 151.

Die Hautverknöcherungen der *Edentaten* scheinen dieser Ordnung gemeinsam anzugehören, da sie bei sonst sehr verschiedenen Familien vorkommen, von denen ein Theil keine lebenden Repräsentanten mehr hat. Polygonale Knochentafeln setzten den umfänglichen Rückenschild von Glyptodon zusammen, wo auch Kopf und Schwanz noch einen besonderen Panzer trugen. Bei Dasypus ist ein Theil des Rückenpanzers in gegen einander bewegliche Gürtel aufgelöst. Am inneren Skelete ergeben sich Anpassungen an diesen Zustand des Integumentes durch mächtigere Entwickelung der Fortsätze der Wirbelsäule, von denen namentlich die Processus spinosi viel stärker, und am Schwanze sogar am Ende verbreitert erscheinen. Am eigenthümlichsten verhält sich aber Chlamyphorus, indem hier der Rückenpanzer von der dorsalen Medianlinie her eine seitliche Duplicatur des Integumentes vorstellt, und über die behaarten Seitenflächen des Rumpfes sich hinlegt, indess ein besonderes Stück am Becken mit dem Skelete (dem Sitzbein) sich verbindet, welches dann entsprechende Umgestaltungen zeigt (vergl. HYRTL l. c.).

Stütz- und Bewegungsorgane.

Inneres Skelet.

§ 181.

Waren schon vom Integumente her reichhaltige Stützorgane für grössere Körpertheile gebildet, so beschränkten sich diese doch nur auf die unteren Abtheilungen, und verloren in den höheren ihre Bedeutung, oder traten nur als untergeordnete Anpassungen auf. Einen höheren Werth erlangen dagegen innere Stützorgane, die in typischem Verhalten durch die Reihen des Wirbelthierstammes verfolgbar sind und von einfachen Anfängen sich zu einem complicirten Organsysteme ausbilden. Dieses innere Skelet der Wirbelthiere erscheint als eine erst in dieser Abtheilung entwickelte Einrichtung, von der nur die erste Anlage eine bereits bei niederen Thieren (Tunicaten) bestehende Homologie erkennen lässt. Die bei weitem ansehnlichsten Theile des Skelets stellen dagegen neue Differenzirungen vor; so alle aus Knorpel oder Knochen geformten Bestandtheile. Denn wenn wir knorpelige Stützorgane auch bei Wirbellosen antreffen, wie im Kiemenknorpel der Sabellen, im Schlundkopfknorpel der Gasteropoden oder im Kopfknorpel und anderen Theilen der Cephalopoden, so sind diese sämmtlichen Einrichtungen ausser allem genetischen Zusammenhange mit dem Organsysteme, welches uns als inneres Skelet der Wirbelthiere erscheint.

Als erster Zustand erscheint das innere Skelet in Form eines die Länge des Körpers durchziehenden stabförmigen Gebildes in einfachster Weise aus indifferenten Zellen zusammengesetzt und umgeben von einer aus Abscheidung dieser Zellen hervorgegangen Hülle, die demnach eine Cuticularbildung ist. Wir bezeichnen diesen primitiven Stützapparat des Wirbelthierkörpers als Rückensaite (Chorda dorsalis, Notochord), die von ihr gebildete Hülle als Chordascheide (*ch'*).

Fig. 172.



Die Chorda besitzt constante Lagerungsbeziehungen zu den wichtigsten übrigen Organen. Ueber ihr liegt der das centrale Nervensystem umschliessende Hohlraum (*c*), unter ihr findet sich ein zeiter Hohlraum, die Visceralhöhle, in welcher der Nahrungscanal und die mit ihm zusammenhängenden Nebenapparate eingebettet sind. Auch das Blutgefässystem hat mit seinen Hauptstämmen unterhalb der Chorda Platz genommen. Zur Umschliessung des bezeichneten dorsalen und ventralen Raumes erstrecken sich von dem die Chorda umgebenden Bindegewebe aus Fortsätze um beide Räume und senken sich zugleich in die Körpermuskulatur ein, die dadurch in eine Anzahl hinter einander liegender Abschnitte getheilt wird.

Dieser niedere Zustand des durch die Chorda repräsentirten Axenskelets bleibt bei den Leptocardiern bestehen, bei allen übrigen Wirbelthieren erscheint er nur in den ersten Bildungszuständen, um weiteren Differenzirungen Platz zu machen. Solche treten zunächst an der Chorda selbst, und dann in dem diese umgebenden Gewebe auf, welches man wegen seiner Beziehungen zum späteren Skelete als »skeletogene Schichte« oder als »skeletbildendes Gewebe« bezeichnet. Von der ersteren sind Veränderungen der Chordazellen und der Chordascheide hervorzuheben. Die Chordazellen scheiden eine membranartige Hülle ab, die im Falle grösserer Mächtigkeit und und unter Verschmelzung der von benachbarten Zellen gelieferten intercellularen Substanz das Chordagewebe in die Reihe der Bindesubstanzen führt und es dem Knorpelgewebe nahestellt. Je bedeutender die Rolle ist, welche die Chorda auch im ausgebildeten Organismus spielt, desto ausgedehnter ist die genannte Differenzirung. Dasselbe gilt im Allgemeinen auch von der Chordascheide (Fig. 173. *cs*); während dieselbe in jenen Fällen, wo die Chorda ein vorübergehendes Gebilde darstellt, nur als homogene, einfache Cuticularmembran erscheint, bietet sie im andern Falle bedeutende Veränderungen dar, theils durch Verdickung und Vermehrung ihrer Schichten, theils auch dadurch, dass eine

Fig. 173.

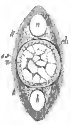


Fig. 172. Senkrechter Querdurchschnitt durch das Rückgrat von *Amphioxus lanceolatus*. *ch* Chorda dorsalis mit ihrer Scheide *ch'*. *a* Häutige Umhüllung nach oben. *a'* Den Rückgratcanal *c* umschliessend. *d* Darüber liegender zweiter Canal. (Nach J. Müller.)

Fig. 173. Senkrechter Durchschnitt durch die Caudalregion des primitiven Axenskelets eines Embryo von *Salmo salar*, zur Erläuterung der Beziehung der skeletbildenden Schichte zur Chorda (*ch*) und deren Scheide (*cs*). *z* Epithelschichte der Chorda. *n* Rückgratcanal. *h* Caudalcanal. *k* Knorpel in den oberen und unteren Bogen.

Schichte von Bindesubstanz, die bezüglich ihrer Genese noch problematisch ist, ihr zugetheilt wird. (Vergl. Fig. 174. *A.B.*)

Durch gewebliche Differenzirung der skeletogenen Schichte entstehen um die Chorda Knorpel (Fig. 173. *k*) und damit tritt zugleich die vorher im weichen Gewebe nur angedeutete Gliederung des Axenskelets in einzelne als Wirbel bezeichnete Abschnitte auf. Diese sind der am Axenskelete erscheinende Ausdruck einer Metamerenbildung des Gesammtkörpers. Durch ihre Reihenfolge wird die Wirbelsäule dargestellt und an jedem Wirbel unterscheiden wir den die Chorda umschliessenden Abschnitt als Körper und mittelbar oder unmittelbar davon ausgehende, den dorsalen und ventralen Binnenraum des Leibes umschliessende Spangenstücke als Bogen. Die letzteren unterscheiden wir nach ihren Beziehungen zu jenen beiden Räumen als obere und untere Bogen.

Mit der Gliederung des Rückgrates in eine Wirbelsäule geht am vordersten Abschnitte des Axenskeletes ein bestimmt abgegrenztes Stück nicht in einzelne Wirbelsegmente über, oder zeigt auch später nur undeutlich eine Trennung in wirbelartige Bildungen. Dieser Abschnitt umschliosst den vordersten Theil des Rückgratcanals und das in demselben gelagerte aus Differenzirung des vordersten Abschnittes des centralen Nervensystems hervorgegangene Gehirn, sowie ihm auch die höheren Sinnesorgane (Riech-, Seh- und Hörorgane eingebettet oder angelagert sind. Dieser Theil des Axenskeletes stellt den primordialen Schädel vor, ein ihm angefügtes unteres Bogensystem dient als Stütze des vordersten Abschnittes des Nahrungscanals, der hier zugleich als Athemhöhle fungirt. Aus diesem Abschnitte gehen Theile hervor, welche sich in engere Beziehung zum Schädel setzen (Kiefergaumenapparat), während andere nur als Stützen des respiratorischen Apparates, als Kiemengerüst sich darstellen und mit dem Verschwinden dieser Form der Athmungsorgane sich rückbilden oder theilweise zu neuen verschiedenartigen Einrichtungen verwendet werden. Dieses gesammte dem Schädel angelagerte Bogensystem wird als Visceralskelet bezeichnet. Von den mit der Wirbelsäule zusammenhängenden Bogen verbinden sich die oberen enger mit den Körpern der Wirbel in der ganzen Länge des Rückgrats, und bieten ein mehr gleichartiges Verhalten dar, entsprechend der Gleichartigkeit des umschlossenen Raumes und seines Inhaltes, des Rückenmarks. Dagegen stellen die unteren, an dem die Leibeshöhle umschliessenden Rumpfe, bewegliche Anhänge der Wirbel vor, die man als Rippen bezeichnet, und besitzen erst wieder am hintersten Abschnitte (dem Schwanze) ein den oberen Bogen ähnliches Verhalten.

Dazu kommen endlich noch Skelettheile der Gliedmaassen, die durch besondere Apparate, den Brust- und den Schultergürtel, dem Rumpfskelete sich verbinden. Ob in diesen wirkliche Neubildungen zu suchen sind, oder nur besondere Differenzirungen bereits im Rumpfskelete gelegener Elemente, kann gegenwärtig noch nicht festgestellt werden, es fehlen dieser Frage sogar alle Anhaltepuncte für eine fruchtbare Erörterung.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Chorda dorsalis zu der festen Axe des schwanzartigen Ruderorgans der Appendicularien und der Larven von Ascidien sind durch Kowalewsky's Untersuchungen ans Licht gebracht worden (vergl. oben S. 475 und S. 576). Die Chorda der Wirbelthiere ist also das in einem durch Metamerenbildung ausgezeichneten Organismus weiter entwickelte Axenskelet jener Tunicaten zu betrachten. Der Bau jener Tunicaten-Chorda stimmt mit dem der Chorda von Amphioxus überein, so dass die daselbst bestehenden eigenthümlichen Verhältnisse, die von jenen der Chorda der Cranioten abweichen, als eine Fortsetzung jenes niederen Zustandes zu erklären sind. Durch dieses Vorkommen einer Chorda bei ungegliederten, den Vertebraten anscheinend sehr ferne stehenden Thierformen wird die fundamentale Bedeutung der Chorda bei den ersteren begreiflich, indem sie als ein sehr frühzeitig ererbtes Organ erscheint. Auch ihr Auftreten in der Wirbelthieranlage vor jeder Metamerenbildung hängt damit zusammen, und erweist sie als einen nicht mit der Wirbel- (Urwirbel-) Bildung verbundenen, somit also als einen dem ungegliederten Zustande des Organismus angehörigen Apparat.

Mit der Sonderung in »Wirbel« erscheint der vollständige Typus des Wirbelthiers. Für den Wirbel selbst muss der niederste Zustand als Ausgangspunct der Beurtheilung genommen werden, und die erst allmählich von ihm erworbenen Verhältnisse sind davon scharf zu trennen. Die an einem Wirbel unterscheidbaren Theile sind von Owen einer besonderen Terminologie unterstellt worden, die wenigstens im Wesentlichen allgemein anerkannt wurde. Obere und untere Bogen werden danach als »Neurapophysen« und »Haemapophysen« benannt. Ich ziehe die Beibehaltung der älteren Namen gerade für die Bogenstücke vor, um sie von den von ihnen secundär ausgehenden Fortsätzen schärfer zu scheiden. Jene Bogenstücke sind das Primäre am Wirbel, sie sind bereits da, bevor noch ein von der skeletogenen Schichte gebildeter Wirbelkörper besteht, von dem ausgehend sie als Apophysen betrachtet werden könnten, und sie bestehen lange, ehe sie selbst Apophysen (Fortsätze) aussenden. Die Owen'sche Terminologie nimmt auf diese wichtigen Verhältnisse keine Rücksicht.

Von der umfänglichen Literatur sind für die gesammte vergleichende Skeletlehre Cuvier's Recherches sur les ossemens fossiles. Paris. 4. édit. 1834—36. X. vols. von Wichtigkeit als Fundgrube von Thatsächlichem. Zahlreiche vergleichende Darstellungen vom Axenskelete der Wirbelthiere enthält Joh. Müller's vergl. Anat. der Myxinoiden. I. Eine Theorie des Skeletes gab Owen in seiner Schrift: On the Archetype of the vertebrate Skeleton. London 1848.

Aus der grossen Zahl von Beschreibungen von Skeleten einzelner Abtheilungen der Wirbelthiere oder einzelner Arten sollen noch erwähnt werden de Blainville, Ostéographie, ou description iconographique composée du squelette et du système dentaire des cinq classes d'animaux vertébrés. Paris. Pander u. d'Alton, Vergl. Osteologie Bonn 1821—31. Calori, Sulla Scheletrografia dei Saurii. Bologna 1858. Agassiz, Recherches sur les poissons fossiles. Neuchatel 1833—43.

Für die histiologische Differenzirung des Skeletes der Wirbelthiere ist eine gewisse Folge der Gewebe von niedern zu höhern Zuständen von Belang. Die *Cyclostomen* scheiden sich von allen übrigen dadurch, dass die gesammte skeletbildende Schichte von einem dem Knorpel nahe verwandten Gewebe dargestellt wird. — Bei den übrigen Wirbelthieren herrscht Hyalinknorpel als erster Skeletzustand vor. Die skeletbildende Schichte lässt entweder ächtes Knorpelgewebe,

oder, wie in den Wirbelinterstitien, faseriges Bindegewebe hervorgehen. In einem zweiten Zustande finden wir Verkalkungen des Knorpels ohne wesentliche formelle Gewebsveränderung. Daran knüpft sich die Ossificatinn als ein neuer Process, der wohl als eine Umwandlung des Knorpels, aber nicht von diesem ausgehend, betrachtet werden kann. In fast allen Fällen ist es ein neues Gewebe, das sich an die Stelle des Knorpels setzt, und in demselben Grade Zerstörungen an ihm einleitet. Die Knochenbildung erscheint somit als höchste Gewebsform des Skeletes, das knöcherne Skelet ist das secundäre, im Gegensatz zum knorpeligen, welches den primären Zustand vorstellt.

Wirbelsäule.

§ 182.

Während wir bei den Leptocardiern noch keine Trennung des Rückgrates in Schädel und Wirbelsäule vorfinden, ist eine solche bei allen höheren Wirbelthieren ausgebildet. Man bezeichnet diese daher als Craniota. Die niedersten Verhältnisse der Wirbelthiere bieten die *Cyclostomen*, bei denen die weiterentwickelte Chorda sammt ihrer Scheide den Haupttheil der Wirbelsäule repräsentirt. Um die Chordascheide findet sich knorpelartiges Gewebe, welches sich sowohl in seitliche Leisten, als auch in die Wand des dorsalen Canals fortsetzt. Dieses Gewebe ist eine Differenzirung der continuirlichen skeletogenen Schichte und darf nicht mit den die Wirbelsegmente begründenden Knorpeln zusammengeworfen werden. Somit besteht hier, streng genommen, noch keine Trennung des Rückgrates in einzelne Wirbel, nur Spuren hiervon finden sich bei Petromyzon, bei welchem die Wand des dorsalen Canals am vorderen Abschnitte einzelne, oberen Bogen entsprechende Knorpelstücke umschliesst, sowie bei demselben auch Andeutungen unterer Bogen vorkommen.

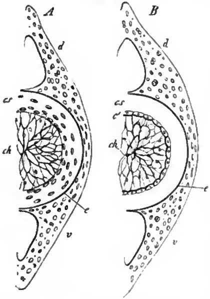
Auch bei den *Chimären* und den *Dipnoi* persistirt die Chorda in ihrem ursprünglichen Verhalten. Bei den Chimären bilden ringförmige Verkalkungen der ansehnlichen Chordascheide die Andeutung einer Segmentirung des Chordarohrs, allein sie entsprechen keineswegs Wirbelsegmenten, da sie in viel grösserer Anzahl als letztere vorkommen. Diese werden nur durch der Chordascheide aufgesetzte Bogenstücke vorgestellt. Am vordersten Abschnitte umwachsen sie die Chorda und bilden, auch unter sich verschmolzen, ein grösseres einheitliches Stück.

Bei den *Dipnoi* ist die starke Chordascheide knorpelähnlich; ihr sind die knorpeligen, oberflächliche Ossificationen zeigenden Bogenstücke aufgesetzt, und wo die Chorda seitlich von den Bogen überragt wird, kommt dieses durch den knöchernen Ueberzug der Bogen zu Stande.

In einem hohen Grade weiter ausgebildet erscheint das Axenskelet der *Selachier*. Als Chordascheide (Fig. 174. *A. cs*) erscheint eine ansehnliche Knorpelschichte, welcher die oberen, den Rückgratcanal umschliessenden, wie auch untere Bogenstücke angefügt sind. Diese repräsentiren (bei Notidaniden) mit den bezüglichen Abschnitten der Chorda und ihrer Scheide die

Wirbel. Der als Chordascheide sich darstellende Knorpel ist nach aussen durch eine meist dünne elastische Membran (*A. e*) von dem Knorpel der skeletbildenden Schichte, d. h. der Bogenstücke, geschieden, und selbst bei einem Zusammenfliessen des von der Chordascheide und des von den Bogen gelieferten Knorpels erhalten sich Reste dieser Membran. Sehr verschieden ist die Betheiligung der Bogenstücke an der Zusammensetzung des Wirbelkörpers. Bleiben die Bogen (Fig. 174. *d. v*) unter sich getrennt, so wird der Körper des Wirbels nur durch die Chorda (*ch*) und Chordascheide (*cs*) vorgestellt, und erst durch Umwachsung der letzteren betheiligen sich die Bogen an der Knorpelbildung. (In nebenstehender Figur sind obere (*d*) und untere Bogen (*v*) an der Seite der Chordascheide unter einander verbunden dargestellt.)

Fig. 174.



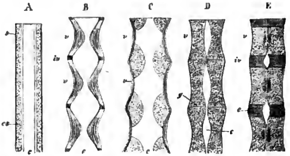
Bedeutende Verschiedenheiten im Baue der Wirbelsäule der Selachier gehen aus der Art des Wachsthums der Chorda und ihrer Scheide hervor. Bleibt das Wachsthum an allen Theilen ein gleichmässiges, so stellt die Chorda beständig ein cylindrisches Rohr (Fig. 175. *A*) vor, an welchem die Wirbel nur durch die Bogenstücke und die ringförmigen Abschnitte der Scheide angedeutet sind. Im anderen Falle findet sich, meist schon von sehr frühem Zustande her, nur ein intervertebrales Wachsthum der Chorda (Fig. 175. *B*), welche an der Stelle, wo mit der Entstehung der Bogenstücke der Wirbel (*v*) zuerst sich um sie angelegt hat, auf dem früheren Umfange bestehen bleibt. Aus diesem Verhalten gehen ähnlich wie in *B* dargestellt, biconcave Wirbelkörper hervor, deren Vertiefungen von der intervertebralen Chorda ausgefüllt werden. Hierdurch sind zugleich Verhältnisse angebahnt,

Fig. 174. Schematische Darstellung des Baues der primären Wirbel mit Beziehung auf die Chorda. *ch* Chordascheide. *c'* Aeusserste epithelartige Zellenschichte der Chorda. *cs* Chorda. *e* Elastische Membran der Chordascheide. *d* Obere, *v* untere Bogen, beide aus Knorpelgewebe. In *A* ist als Chordascheide eine Schichte Knorpelgewebe vorhanden, indem Zellen in die homogene Grundsubstanz eingelagert sind. In *B* ist die Scheide structurlos, und bildet eine Cuticularmembran.

welche für den Bau fast aller übrigen Fische maassgebend sind. Untergeordnete Modificationen treten bei den Selachiern durch Verkalkung des Knorpels auf, mag dieser der Scheide oder den Bogen ursprünglich angehören.

Bei den *Ganoiden* erscheinen sehr mannichfache Zustände der Wirbelsäule, von denen die niedersten an die einfachste Organisation der Selachier sich anschliessen. Es fehlt die Bindesubstanzschichte in der Chordascheide, die bei den Selachiern bedeutenden Antheil an der Wirbelbildung nahm. An

Fig. 175.



ihrer Stelle ist nur eine Cuticularschichte (vergl. Fig. 174. *B cs*), die übrigens bei jenen, welche eine gleichmässig persistente Chorda besitzen, wie die Störe, nicht blos sehr mächtig ist, sondern auch in ein Fasergewebe sich differenzirt. Sie bildet bei den Stören ein continuirliches, die Chorda umschliessendes Rohr, an welchem eine Scheidung in Wirbel nur durch die aufsitzenden Bogenstücke angedeutet wird. Einige der letzteren stellen am vorderen Rumpftheile der Wirbelsäule einen zusammenhängenden Abschnitt vor, der sogar mit dem Schädel sich verbindet. An diese niederste Form schliesst sich, aber durch eine weitere Kluft getrennt, die Wirbelsäule der übrigen Ganoiden an. Bei Amia sitzen ursprünglich gleichfalls getrennte knorpelige Bogenstücke der Chorda auf. Diese wird aber von einer Knochenschichte umwachsen, so dass nicht blos knöcherne Bogen, sondern auch ein knöcherner Wirbelkörper hervorgeht. Wie bei den Selachiern, kommen biconcave Wirbelkörper durch intervertebrales Wachsthum der Chorda zu Stande.

Fig. 175. Schematische Darstellung der Veränderungen der Chorda durch die skeletbildende Schichte (Längendurchschnitte). *c* Chorda. *cs* Chordascheide. *s* Skeletbildende Schichte. *v* Wirbelkörper. *iv* Intervertebrale Partie. *g* Intervertebrale Gelenkbildung.

A Gleichmässig entwickeltes Chordarohr mit skeletbildender Schichte. (Fische.)

B Intervertebrales Wachsthum der Chorda. Bildung biconcaver Wirbelkörper. (Fische.)

C Intervertebrale Einschnürung der Chorda durch Knorpel, mit Erhaltung eines vertebralen Chordarestes. (Amphibien.)

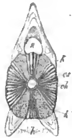
D Intervertebrale Einschnürung der Chorda, aus welcher schliessliche Zerstörung derselben hervorgeht. (Reptilien, Vögel.)

E Vertebrale Einschnürung der Chorda mit Erhaltung eines intervertebralen Restes. (Säugethiere bei denen auch Andeutungen der Form *D* vorkommen.)

In ähnlichem Verhalten erscheinen die Wirbel von Polypterus, während aber bei Amia an den Verbindungsstellen der Bogen mit dem Körper ein Rest des primitiven Knorpels sich erhält, gehen die Knochenschichten bei Polypterus vom Körper auf die Bogenstücke über. Am meisten verschieden zeigt sich Lepidosteus, bei welchem nicht nur ein die Bogen aussendender Knorpelbeleg um die Chorda besteht, sondern auch intervertebrale Einschnürungen der letzteren zu Stande bringt. Die Chorda erhält sich auf diese Weise im Inneren des Wirbelkörpers länger als intervertebral, an welch' letzterem Orte eine Gelenkfläche sich bildet, so dass die opisthocölen Wirbelkörper mit einander articuliren. Hierin bietet sich ein Anschluss an die Amphibien (Salamandrinen), doch geht der vertebrale Chordarest später verloren und durch Verknöcherung des Knorpels bildet sich ein knöcherner, mit den oberen Bogen continuirlich verbunder Wirbelkörper aus.

An der Wirbelsäule der *Teleostier* spielt das Knorpelgewebe eine untergeordnete Rolle und nur in seltenen Fällen wird der primordiale Wirbelkörper von ihm gebildet. Man muss also, im Vergleiche mit den Ganoiden, eine Reduction der knorpeligen Anlage als charakteristisch betrachten. Diese Reduction lässt sich als eine allmähliche nachweisen, und sogar an einer und derselben Wirbelsäule lässt sich die von vorne nach hinten vor sich gehende Abnahme der Knorpelanlage in gewissen Entwickelungsstadien erkennen. Häufig (bei Physostomen: Salmoniden, Esociden, Clupeiden etc.) zeigt sich gleichfalls die Anlage von vier, oberen und unteren Bogen zugehörigen Knorpelstücken, die sich jedoch in verschiedenem Maasse an der Bogenbildung betheiligen. Nur selten werden vollständige obere Bogen durch sie hergestellt. Mit dem Auftreten von Knochensubstanz werden diese Knorpel meist ins Innere des Wirbelkörpers eingeschlossen und stellen dann auf senkrechtem Querschnitte ein schräg stehendes Knorpelkreuz vor (vergl. Fig. 176. *k k'*). Immer findet sich intervertebrales Wachsthum der Chorda, wodurch der Wirbelkörper eine biconcave Gestalt empfängt, gleichwie bei den meisten Selachiern, dann bei Amia und Polypterus unter den Ganoiden.

Fig. 176.



Die Wirbelsäule der Fische bietet nur zwei Regionen dar, eine vordere, dem Rumpfe entsprechende, und eine hintere oder Schwanzregion. Beide sind ausgezeichnet durch das verschiedene Verhalten der Wirbelfortsätze; während die oberen Bogen längs der ganzen Wirbelsäule im Wesentlichen gleichartig sich verhaltend, in unpaare Dornfortsätze sich erheben, werden am Rumpfabschnitte die unteren Bogen durch Rippen oder Rippenrudimente vertreten, die entweder direct dem Wirbelkörper angefügt sind, oder an kürzeren oder längeren seitlichen Fortsätzen (Parapophysen) der letzteren

Fig. 176. Senkrechter Querschnitt durch die Mitte eines Wirbels von *Esox lucius*. *ch* Chorda. *cs* Chordascheide. *k k'* Arme des Knorpelkreuzes, davon *k* den oberen, *k'* den unteren Bogenanlagen entspricht. *h* Knöcherner unterer Bogen. *n* Rückgratcanal, darüber gleichfalls Knorpel als Rest einer medianen Verbindung der oberen Bogen.

sitzen. Bei den Selachiern und Ganoiden bleiben diese Fortsatzbildungen der Wirbelkörper am Schwanztheile rudimentär, dagegen verbinden sich dort die Rippen mit dem Wirbelkörper zu unteren median vereinigten Bogen. Sie umschliessen den Caudalcanal, der auch durch diese Beziehung sich als eine Fortsetzung der Leibeshöhle darstellt.

Anders verhalten sich die *Teleostier*. Bei diesen bilden die häufig schon in der hinteren Rumpfgegend ansehnlich entwickelten Parapophysen, untere Bogenstücke (Fig. 177. *h*). Dieses Verhältniss ist häufig sehr leicht nachzuweisen, indem man findet, wie die vorne noch horizontal gelagerten Parapophysen am hinteren Rumpfabschnitte sich allmählich abwärts neigen und convergirend zu unteren Dornfortsätzen sich verbinden. Der Caudalcanal wird also bei den Selachiern und Ganoiden einerseits, andererseits bei den Teleostiern) von ganz verschiedenen Skelettheilen hergestellt. In beiden Fällen aber werden die meist in ansehnliche platte Dornfortsätze auslaufenden unteren Bogen des Endes der Schwanzwirbelsäule zur Bildung des Schwanzflossenskeletes verwendet.

An diesem Abschnitte erhält sich nicht blos bei Ganoiden, sondern auch bei vielen Teleostiern das Endstück der Chorda, welches sammt den es umgebenden rudimentären Wirbelkörpern aufwärts gekrümmt erscheint. Der daraus hervorgehende Zustand des Endes der Wirbelsäule wird mit Beziehung auf die Gestaltung der Schwanzflosse als *Heterocerkie* bezeichnet. Die Bildung dieses Zustandes erklärt sich aus zwei verschiedenen Einrichtungen, die auseinander gehalten werden müssen. Bei den Cyclostomen wie bei den Selachiern läuft die Wirbelsäule unter allmählicher Verjüngung bis ans hintere Körperende, was dem embryonalen Verhalten entspricht. Eine Aufwärtskrümmung der Wirbelsäule erfolgt bei Selachiern in einzelnen Fällen durch mächtigere Entwickelung der unteren Bogen, welche die Stütze der unteren Flossenlappen bilden. Ein Breiterwerden der Bogenenden muss das Ende der Wirbelsäule aufwärts richten. Daran reiht sich auch das Schwanzende der Störe. Bei den übrigen Ganoiden tritt noch eine Verkümmerung des Axentheiles der Wirbelsäule hinzu. Indem eine Anzahl der letzten Wirbelkörper mit ihren oberen Bogen sich unvollständig oder gar nicht mehr entwickelt, indess deren untere Bogenstücke erhalten bleiben, muss die Aufwärtskrümmung nicht nur fortbestehen, sondern sie wird in demselben Maasse sich steigern, als die unteren Bogenstücke ihrer Zahl und Volumsentfaltung nach über die oberen das Uebergewicht erhalten. Dieser Zustand vererbt sich auf viele Teleostier (Fig. 177) und setzt sich noch weiter fort, indem

Fig. 177.

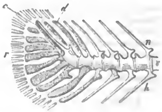


Fig. 177. Ende der Schwanzwirbelsäule eines jungen Cyprinoiden. *v* Wirbelkörper. *n* Obere, *h* untere Bogen (die knorpeligen Theile sind durch Punctirung ausgezeichnet). *c* Ende der Chorda. *d* Deckende Knochenlamelle. *r* Knochen-Strahlen der Schwanzflosse.

eine grössere Anzahl von Wirbelkörpern sich rückbildet, und nur noch durch untere Bogenstücke vertreten wird (Physostomen).

Endlich können die Wirbelrudimente völlig verschwinden, und die meist ansehnliche senkrechte Platten vorstellenden Reste der unteren Bogen des Schwanztheiles verbinden sich, meist auch in der Zahl reducirt, mit einem einzigen das Ende der Wirbelsäule darstellenden Wirbel, von dem ein aufwärts gerichteter griffelförmiger Fortsatz (Urostyle) das Ende der Chorda aufnimmt. Für diese weitere Reduction liefern die Acanthopteri viele Beispiele, bei denen das allmähliche Schwinden der unteren Bogen und das schliessliche Aufgehen der letzteren in eine dem letzten Wirbel angefügte senkrechte Knochenplatte in verschiedenen Stadien nachgewiesen werden kann. —

Die skeletogene Schichte der *Cyclostomen* besteht, wie bereits oben bemerkt, aus einem dem Knorpelgewebe sehr verwandten Gewebe, welches von dem Gewebe der bei Petromyzon darin auftretenden Bogenstücke nur durch die geringere Intercellularsubstanz differirt. Ueber dem Rückgratcanal erscheint jenes Gewebe von besonderer Mächtigkeit. Seine Zellen enthalten hier reichliches Fett. Die Bogen entstehen durch allmähliche Verdickung der Intercellularsubstanz, und scheiden sich wenig scharf vom benachbarten Gewebe. Auch dadurch, dass sie nur an den Seiten des Rückgratcanals sich bilden und nicht zum dorsalen Abschluss kommen, repräsentiren sie die niederste Stufe der Bogenbildung. Auch für untere Bogen sind die Anfänge bei Petromyzon ähnlich beschaffen. Das Gewebe dieser Skelettheile unterscheidet sich chemisch vom Knorpel, indem es beim Kochen kein Chondrin gibt (M. Schultze).

Zahlreiche Modificationen der Selachierwirbel, theils aus dem verschiedenen Grade der Betheiligung der Bogen an der Bildung der Wirbelkörper, theils aus mannichfachen Verkalkungen hervorgegangen, hat Kölliker beschrieben (Würzb. Verhandl. X. und Abhandl. der Senckenb. Ges. V.), der auch die Abgrenzung der von den Bogen gebildeten Theile von der inneren, wohl der Chordascheide zugehörigen Schichte zuerst ausführlicher nachwies. Ob die elastische Grenzmembran (des genannten Autors Elastica externa) homolog ist mit der alle Chordascheiden der Fische und Amphibien überziehenden elastischen Membran und ob eine Elastica interna eine secundäre Differenzirung ist, die erst nach Bildung der gesammten Dicke der Chordascheide zu Stande kommt, bleibt noch festzustellen.

Bezüglich des Verhaltens der Chordascheide sind die beiden oben vorgeführten Zustände von einander abzuleiten: Als den primitiven Zustand werden wir jenen der *Cyclostomen* gelten lassen, der zugleich an die Leptocardier sich reihen lässt. Die Chordascheide bleibt eine Cuticularmembran, die von den corticalen Zellen der Chorda abgeschieden ward. Diese Schichte von epithelartig gelagerten Zellen besteht aus indifferent gebliebenen Zellen der Chordaanlage. Hieran schliessen sich die *Ganoiden* und *Teleostier*, deren Chordascheide gleichfalls eine Cuticularschichte vorstellt. Bei den Chimären, Selachiern und bei Lepidosiren sind von der Anlage der Chorda oder vielleicht auch von der skeletogenen Schichte Zellen in eine die Chorda umgebende Lage zusammengetreten, welche zur Chordascheide sich umformt; die letztere besteht daher aus einem, in histiologischer Beziehung den Bindesubstanzen angehörigen Gewebe, welches bei den

Fig. 178.



Fig. 178. *A* Ein Stück der Wirbelsäule eines Haifisch-Embryo (Acanthias) in seitlicher Ansicht. *B* In senkrechtem Durchschnitte. *a* Wirbelkörper. *b* Obere Bogen mit den dazwischenliegenden Intercalarstücken. *c* Chorda. *c'* Rückgratcanal. (Nach J. Müller.)

Selachiern und Chimären unzweifelhaften Knorpel, bei Lepidosiren dagegen eine Uebergangsform vorstellt, indem es auf grossen Strecken der Zellen entbehrt.

Am Verschlusse des Rückgratcanals der Selachier und Chimären betheiligen sich ausser den Bogen noch discrete Knorpelstücke (Schaltknorpel), von denen auch bei den Stören noch Spuren sich vorfinden. Bei den Rochen sind diesen Schaltknorpeln noch dorsale Schlussstücke angefügt. Die Verschmelzung des vordersten Abschnittes der Wirbelsäule ist den Rochen und Chimären gemeinsam. Der Knorpel der skeletogenen Schichte umschliesst hier die Chorda vollständig und lässt die Wirbelgrenze nur an den Intervertebrallöchern erkennen.

Von Fortsatzbildungen der Wirbel treten die Dornfortsätze aus der Vereinigung der beiden dorsalen Bogenschenkel schon bei den Selachiern auf. Bei den Stören sind sie ossificirt, sehr ansehnlich erscheinen sie bei den Ganoiden mit knöchernem Skelet wie bei Lepidosiren, und bleiben dann bei den Teleostiern von bedeutender, je nach der Höhe des Leibes variirender Länge. Gelenkfortsätze erscheinen als mit dem knöchernen Skelete erworbene Bildungen. Sie fehlen allen Fischen mit knorpeliger Wirbelsäule, und spielen bei der grossen Variabilität ihres näheren Verhaltens eine untergeordnete Rolle. Das Gleiche gilt von jenen Fortsätzen, die man als Processus transversi bezeichnet, und die sehr verschiedenen Einrichtungen entsprechen. Bei den Selachiern und den Ganoiden sind es Vorsprünge oder Fortsätze des Wirbelkörpers, von einem Theile der Anlagen der unteren Bogen gebildet, bei den Teleostiern erscheinen sie mehr als secundäre Gebilde, indem sie der knorpeligen Anlage entbehren und von verschiedenen Stellen des Wirbels entspringen können. An dem Caudalabschnitt der Wirbelsäule der Teleostier erhalten sie die oben bemerkte grössere Bedeutung, da sie daselbst, ansehnlicher entfaltet, senkrecht vom Wirbelkörper absteigen und nach Umschliessung des Caudalcanals in Dornfortsätze auslaufen. Sie ahmen damit das Verhalten unterer Bogen nach, mit denen sie jedoch nicht zusammengeworfen werden dürfen. (Vergl. unter Rippen).

Als Eigenthümlichkeiten untergeordneten Ranges können Verwachsungen und Nahtverbindungen von Wirbeln angeführt werden, wodurch einzelne unbewegliche Abschnitte hervorgehen, ferner, aber seltener gelenkartige Verbindungen einzelner Wirbel, indem eine concave Wirbelfacette in eine convexe umgestaltet ist. Derlei bei Teleostiern vorkommende zahlreiche Modificationen sind der Ausfluss einer bedeutenden Divergenz, welche die Entwickelungsrichtung der einzelnen Ordnungen und Familien dieser Fisch-Abtheilungen eingeschlagen hat. Des gilt auch von mannichfaltigen Differenzirungen der Chorda, die durchaus nicht mehr in gleichartiger Beschaffenheit die Wirbelsäule durchzieht. Bald bietet sie, wie bei den meisten Teleostiern, einen festeren in den Intervertebralräumen verdickten Achsenstrang dar, bald Uebergänge in Knorpelbildung u. s. w. Ihre Scheide tritt, gleichfalls unter Modificationen in die intervertebrale Verbindung der Wirbelkörper. Ueber die vergleichende Anatomie der Wirbelsäule der Fische siehe meinen Aufsatz in der Jenaischen Zeitschrift. III. S. 359.

Die Krümmung des Schwanzendes der Wirbelsäule ist dem oben Aufgeführten zufolge als eine Anpassung an die Entwickelung der Schwanzflosse selbst zu betrachten, durch ungleichartige Bildung oberer und unterer Theile, sowie durch Rückbildung von Axenorganen ausgeführt. Die Heterocerkie (wir haben nur den am Skelete sich ausprägenden Zustand im Auge) bietet auch während ihrer individuellen Entwickelung sich als eine erworbene dar. Sie erscheint erst mit der Anlage jener knorpeligen unteren Bogen, oder da, wo vor der Anlage jener Bogen eine Aufwärtskrümmung des Chordaendes vorhanden ist, gibt sich doch schon die Vorbereitung zu jener Anlage durch eine bedeutendere Gewebswucherung zu erkennen, welcher eine auffallend reiche Gefässvertheilung an dieser Stelle entspricht. Die Caudalgefässe senden ein quastenartiges Büschel von Capillaren an jene Stelle aus. In einem frühen Embryonalstadium sind alle Fische

homocerk, ein Zustand, der sich auch fortsetzen kann. In der Krümmung wird also ein ursprünglich passives, von aussen her bedingtes Verhalten zu sehen sein, welches nach den Vererbungsgesetzen sich in der Abtheilung der Fische verbreitet. Wenn wir in ihm von den Selachiern durch die Ganoiden (von denen Polypterus die Erscheinung in ganz geringem Grade zeigt) zu den Teleostiern fortschreitende Modificationen sehen, die bei den letzteren auslaufen, so entspricht dies nur den phylogenetischen Beziehungen dieser Abtheilungen.

Hinsichtlich näheren Details über diese Organisationsverhältnisse verweise ich auf Huxley (Quart. Microscop. Journ. VII.). Kölliker, Ueber das Ende der Wirbelsäule der Ganoiden 1860. Th. Lotz, Z. Z. XIV.

Die Zahlenverhältnisse der Wirbel bieten bei den Fischen ausserordentliche Schwankungen. Die grösste Zahl (365) ist bei Haien gefunden worden. Auch bei Ganoiden, z. B. beim Stör, trifft sich noch eine hohe Zahl. Unter den Teleostiern ragen die Aale mit bis über 200 Wirbel vor, während die übrigen Physostomen im höchsten Falle wenig über 80 erreichen, und bei den Acanthopteren mit Ausnahme einiger gleichfalls vielwirbeliger Gattungen der Bandfische und Scomberoiden, eine viel geringere Anzahl besteht. Am meisten ist die Zahl der Wirbel reducirt bei den Plectognathen, wo sie, wie z. B. bei Ostracion, auf 15 sinken kann. Dieser grossen Verschiedenheit der Gesammtzahl entspricht ein gleiches Verhalten bezüglich der Vertheilung auf die beiden Abschnitte (Rumpf- und Schwanzwirbelsäule), wobei zu bemerken ist, dass bei hohen Summen der grössere Antheil meist der Schwanzregion zukommt.

Wenn wir die bei Selachiern vorhandene grössere Wirbelzahl in Beziehung auf die Ganoiden und Teleostier als das ursprüngliche Verhalten ansehen (nicht in Beziehung auf den gesammten Stamm der Fische, dessen Entwickelung sicher mit erst allmählich sich steigernder Wirbelzahl begonnen hat), so werden wir annehmen müssen, dass die Verminderung bei Teleostiern aus einer Rückbildung hervorging. Da die Differenzirung der Wirbel von vorne nach hinten schreitet, so wird in den Fällen der Rückbildung eben das Schwanzende der Theil sein, an welchem die Zahlbeschränkung sich äussert, wie wir denn wirklich am Schwanzende solche Rückbildungszustände wahrnehmen. Bei dieser Voraussetzung werden aber auch Aenderungen in den Beziehungen der Wirbel zu den Körperregionen angenommen werden müssen, so dass ein Wirbel in dem einen Falle als Rumpfwirbel erscheint, indess er in einem andern bei Rückbildung (resp. nicht erfolgter Ausbildung) der Schwanzregion, und darauf begründeter Verkürzung des Rumpfabschnittes, in die Schwanzregion einrückt. Inwiefern übrigens auch ein Ausfall aus der Reihe hiebei in Betracht kommt, ist vorläufig nicht mit Sicherheit zu bestimmen.

§ 183.

Der Bau der Wirbelsäule der *Amphibien* verbindet sich mit jenem der Fische durch die bei Lepidosteus erwähnten Verhältnisse. Es bildet sich auch hier eine knorpelige Anlage um die Chorda, wo sie zuerst in den oberen Bogen auftritt; von da aus wird die Chorda allmählich von Knorpelgewebe umwachsen, durch intervertebrale Wucherungen des Knorpels eingeschnürt (Fig. 175. *C*) und bei vielen schliesslich an diesen Stellen zerstört. Bei den meisten erhält sie sich zwischen den intervertebralen, zu Grunde gegangenen Abschnitten, somit in Mitte des Wirbelkörpers, was wir als vertebrale Persistenz bezeichnen wollen. Dieses Verhalten bieten die Wirbel der Frösche dar. Aus dem intervertebralen Knorpel gehen mit dem Auftreten von Gelenkflächen zwischen den Wirbelkörpern die Gelenkenden der letzteren hervor. Nur unvollständig sind diese Intervertebralgelenke bei den Urodelen,

deren Wirbelkörper bei den Salamandrinen (auch bei Pipa unter den Anuren) eine opisthocöle Form besitzen.

Bei den Derotremen und Perennibranchiaten erhält der intervertebrale Knorpel nur eine geringe Entwickelung, so dass die Chorda von ihm nur wenig oder auch gar nicht eingeschnürt wird. Sie erhält sich damit in der ganzen Länge der Wirbelsäule und bietet nur einzelne eingeschnürte Stellen mit erweiterten in Abwechslung dar (z. B. bei Menobranchus, Siredon, Menopoma). Bei den letzteren tritt die Betheiligung des Knorpels am Aufbau der Wirbel beträchtlich zurück und es lässt sich eine schon bei den Salamandrinen beginnende bis zu Proteus hinführende Reihe nachweisen, in welcher der Intervertebralknorpel schliesslich eine nur ganz unansehnliche Schichte vorstellt. In demselben Maasse als diese Rückbildung stattfindet, wird der Wirbel ähnlich wie bei den Knochenfischen durch Ablagerungen von knöchernen Schichten dargestellt, so dass er nur in geringem Maasse eine knorpelige Vorbildung besitzt. Bildet der intervertebrale Knorpel nur eine schmale Zone, so lagern die Knochenschichten des Wirbelkörpers unmittelbar auf der Chorda. Man wird diese Erscheinung, so sehr sie auch an ihrem Endpuncte durch das, biconcave Wirbelkörper herstellende, intervertebrale Chordawachsthum an den gleichen Vorgang bei Knochenfischen erinnert, doch nicht von diesen her ableiten dürfen. Sie erweist sich vielmehr als eine Rückbildung, und die mit knorpeligen Wirbelanlagen ausgestatteten Anuren besitzen den primitiven Zustand viel vollständiger, wenn man erwägt, dass solche Verhältnisse bereits viel tiefer unten bei den Ganoiden (Lepidosteus) vorkommen, und die knorpelige Wirbelanlage im Allgemeinen das ursprüngliche Verhältniss ist (Selachier).

Fig. 179.



Ohne alle Beziehungen zu den in den unteren Abtheilungen vorhandenen Zuständen, erscheint die Verkümmerung des hinteren Endes der Wirbelsäule bei den Anuren, bei denen nur eine geringe Wirbelzahl zur Entwickelung kommt. Mit dem Verschwinden des Schwanzes bildet sich dann aus einigen Wirbelanlagen ein langes, dolchförmiges, gewöhnlich als Steissbein bezeichnetes Knochenstück (Fig. 179. c), so dass mit diesem höchstens zehn Wirbelsegmente unterscheidbar sind. In viel grösserer Zahl erscheinen sie bei den Urodelen und auch bei den Cöcilien.

Von den Fortsätzen der Wirbel sind die Querfortsätze (*tr*), besonders bei Anuren, beträchtlich entwickelt, während obere Dornfortsätze nur rudimentär sind. Gelenkverbindungen der Bogentheile der Wirbel kommen an paarigen Gelenkfortsätzen in allgemeiner Verbreitung vor.

Durch die Verbindung des Beckengürtels mit der Wirbelsäule trennt sich nicht nur der Caudalabschnitt schärfer vom Rumpftheile, sondern es wird noch

Fig. 179. Wirbelsäule und Becken des *Frosches*. *tr* Querfortsätze der Wirbel. *s* Sacralwirbel. *c* Steissbein. *il* Ileum. *is* Scham-Sitzbein. *f* Femur.

ein Sacralabschnitt, wenn auch immer nur durch einen einzigen Wirbel, dargestellt. Diese Scheidung der Wirbelsäule in mehrere Regionen ist bei den Cöcilien durch das Fehlen eines Beckengürtels zurückgetreten.

In den durch Kiemen athmenden Amphibien ein Verbindungsglied mit den Fischen zu sehen, ist zwar eine im Allgemeinen völlig berechtigte Vorstellung, allein sie darf nicht dahin sich ausprägen, in nur scheinbaren Aehnlichkeiten wesentliche Uebereinstimmungen zu erkennen. Das gilt von der Wirbelsäule, deren Segmente bei den Urodelen eine Fischwirbelform besitzen sollen. Diese Aehnlichkeit ist jedoch häufig eine sehr oberflächliche. Wenn auch die Chorda hier bei Manchen (in Uebereinstimmung mit den Cöcilien) intervertebral erweitert ist, somit deren Volumen sich hier noch weiter entwickelt hat, als in Mitte des Wirbelkörpers, so ist dieser Zustand eben nur aus der rudimentären Beschaffenheit des Intervertebralknorpels (z. B. bei Coecilia und Proteus) abzuleiten, welcher bei dem Mangel jeglichen Grundes zur Annahme, dass er primär in rein intervertebraler Lagerung, ohne Zusammenhang mit knorpeligen Bogenanlagen, aufgetreten sei, nur von knorpeligen Bogenanlagen und einer von da aus stattfindenden Umwachsung der Chorda entstanden angenommen werden kann. Siredon und Menopoma bieten noch den Zusammenhang des Intervertebralknorpels von einem Wirbel zum andern dar, besitzen somit ein continuirliches Knorpelrohr um die Chorda. Nur dadurch, dass dieses in der Mitte eines Wirbelkörpers eine sehr dünne Schichte bildet, während es intervertebral verdickt erscheint, weicht es von den Bildungen ab, wie sie an der Wirbelsäule der Anuren erscheint. Man wird demnach diese Verhältnisse derart zu beurtheilen haben, dass man die Wirbelsäulen der Amphibien mit continuirlichem Knorpelüberzug der Chorda als die primäre Formation ansieht, die aus Einrichtungen bei Fischen hervorgegangen ist, von denen nur noch bei Lepidosteus ein Beispiel sich uns erhalten hat.

Die Persistenz der Chorda im Innern der Wirbelkörper steht im Zusammenhang mit der Bildung solider Gewebsformen. Sie erhält sich an der Stelle, wo der Wirbelkörper entweder durch Ablagerungen von Knochenlamellen auf der Chordascheide angelegt wird, oder wo sie beim Bestehen eines Knorpelrohrs von einer verkalkten Knorpelschichte bedeckt wird. In beiden Fällen sind es Gewebe mit starrer Intercellularsubstanz, durch welche ein Einwachsen der Gewebe der skeletbildenden Schichte abgehalten zu werden scheint. Bei den Cöcilien und den Urodelen geht aus dem in Mitte des Wirbelkörpers gelegenen Chorda-Abschnitte Knorpelgewebe hervor.

Von der bei den ungeschwänzten Amphibien vorkommenden Bildung eines perichordalen Knorpelrohrs machen, wie Dugès zuerst fand, einige eine Ausnahme, indem der Knorpel von den Bogenanlagen aus nur über der Chorda zu einer continuirlichen Schichte sich vereint, und unten um die Chorda herum in Bindegewebe übergeht. Die Chorda wird so vom Eintritte in die Wirbelkörper ausgeschlossen, und nur die Anlage des Steissbeins erfolgt unterhalb der Chorda. Diese epichordale Wirbelentwickelung bieten Pelobates, Cultripes, Bombinator, Pipa, Hyla u. a. dar. Ueber das Verhalten der Wirbelsäule zur Chorda dorsalis sowie über die Bildung der Wirbelkörper vergl. meine Mittheilung in den Abhandl. der Naturforsch. Gesellschaft zu Halle. VI., ferner meine Untersuchungen z. vergl. Anat. der Wirbelsäule. Leipzig 1862.

Die Querfortsätze der Amphibienwirbel bieten für ihre Beurtheilung mehrfache Schwierigkeiten, namentlich in ihren Beziehungen zu Rippenbildungen. Da sie bei manchen Amphibien (Proteus, Siredon, Cryptobranchus) an ihrer Wurzel von einem Foramen transversarium durchbrochen sind, somit Verhältnisse darbieten, wie wir sie bei Anderen, und auch in den höheren Abtheilungen an der vertebralen Verbindung der Rippen finden, so hat es den Anschein, als ob hier die Querfortsätze indifferente Gebilde seien, welche die bei anderen discret gewordenen Theile zusammenfassen.

Die Summe der Wirbel beläuft sich bei den Cöcilien auf 230, davon nur wenige einem Schwanztheil zukommen. Auch bei Siren ist sie noch bedeutend (99). Bei Amphiuma sind 75, Proteus 58, Salamandra 42 gezählt. Siren und Amphiuma ausgenommen trifft der grössere Antheil an diesen Zahlen die Caudalregion. Die grösste Rückbildung zeigt sich bei den Anuren, deren bereits oben gedacht ist.

§ 184.

Um die Chorda dorsalis bildet sich bei den *Reptilien* und *Vögeln* die Anlage der Wirbelsäule, ähnlich wie bei den Amphibien. Knorpelige Wirbelkörper senden eben solche Bogenstücke aus, die den Rückgratcanal abschliessen. Auch die intervertebrale Einschnürung der Chorda besteht noch hier (vergl. Fig. 175. *D*), doch geht die ganze Chorda zu Grunde. Eine Ausnahme bilden nur die Ascalaboten, deren Rückgrat von der vollständig erhaltenen Chorda durchsetzt wird. Die Trennung der continuirlichen Anlage in einzelne Wirbelkörper geschieht nur bei Eidechsen und Schlangen dadurch, dass der Intervertebralknorpel in einen hinteren Gelenkkopf und eine vordere Pfanne zerfällt. Dadurch schliessen sich diese enger an die Amphibien an. Bei den Crocodilen und Vögeln werden die zwischen den Wirbelkörpern liegenden Knorpelpartien der Anlage des Rückgrats zu einem besonderen Apparate verwendet. Entweder bleibt der Knorpel mit unwesentlichen Veränderungen bestehen wie bei den Crocodilen, oder er bildet besondere von den Wirbelkörpern durch Gelenkhöhlen geschiedene Zwischenknorpel, welche mit den Wirbelkörpern zwar in unmittelbarem Contact, aber nur durch ein zwischen den Wirbeln stehendes Band in Continuitäts-Verbindung sind. Das letztere Verhältniss ist bei den Crocodilen nur in Andeutung zu finden, bei den Vögeln dagegen an den nicht verschmolzenen Wirbeln (am Halstheile) vollständiger ausgeprägt. Unter Reduction dieser Zwischenknorpel (Menisci) kommt es auch zur vollständigen Berührung von beiden Gelenkflächen der Wirbelkörper.

Die Ossification der knorpeligen Wirbelsäule ergreift Bogen und Wirbelkörper getrennt, beide bleiben bei Crocodilen und Schildkröten von einander gesondert, was aus dem lange fortwährenden Körperwachsthum zu erklären ist; bei den sehr frühe ihre definitive Grösse erreichenden Vögeln tritt dem entsprechend eine baldige Verschmelzung ein. Von den oberen Bogen erstrecken sich Gelenkfortsätze zu den nächst vordern und hinteren Wirbeln. Sie sind sehr entwickelt an der Halswirbelsäule der Schildkröten. Dornfortsätze dieser Bogen finden sich meist in verschiedenem Maasse, besonders an den Rumpfwirbeln, bei den Crocodilen und vielen Eidechsen auch an den Schwanzwirbeln vor. Querfortsätze der Wirbel nehmen entweder vom Körper selbst, oder doch dicht an diesem ihren Ursprung. Sie sind an der Rumpf- und Schwanzwirbelsäule der Crocodile ansehnlich entfaltet, am meisten jedoch bei den Schildkröten, wo sie von den im Integumente entstandenen Knochenplatten umwachsen, zur Bildung des Rückenschildes beitragen (s. S. 594).

Das Vorkommen von Rippen an allen Wirbeln (sie fehlen den Schildkröten auch am Halstheile der Wirbelsäule) bis auf jene des caudalen Ab-

schnittes, führt bei den *Vögeln* zu einer Eigenthümlichkeit der Halswirbelsäule. Die bei den Reptilien beweglichen Halsrippen verwachsen bei den Vögeln (Fig. 180. *co*) mit den Wirbeln und bilden (ein Foramen transversarium umschliessend) mit ihren beiden den Wirbeln angefügten Schenkeln einen vertebralen Canal.

Fig. 180.



Untere Bogen finden sich am Caudaltheile der Wirbelsäule bei Eidechsen, Schildkröten und Crocodilen, wo sie sich immer zwischen zwei Wirbelkörpern befestigen und zur Herstellung eines Candalcanals beitragen. Dieser Bildungen wird wieder bei den Rippen zu gedenken sein. Als ganz verschiedene Gebilde betrachte ich die sogenannten unteren Dornfortsätze, die bei den Schlangen an den meisten Rumpfwirbeln vorkommen und auch bei Eidechsen und Vögeln vorhanden sind. Ich halte sie nicht für Aequivalente unterer Bogen, sondern für ganz selbständige Fortsätze der Wirbelkörper, die nicht mit den häufig von den unteren Bogen dargestellten Dornfortsätzen verglichen werden dürfen.

In Vergleichung mit der Wirbelsäule der Amphibien tritt bei den Reptilien und Vögeln eine reichere Gliederung dieses Skeletabschnittes hervor. Durch die Verbindung einer Anzahl von Rippen mit einem Brustbein, sondert sich sowohl ein Halstheil der Wirbelsäule schärfer, als auch ein Lendentheil, der, die vor den Sacralwirbeln liegende mit nur kurzen Rippen ausgestattete Wirbelgruppe umfassend, bei Eidechsen und Crocodilen deutlich wird. Die mangelnde Sternalverbindung bei Schlangen lässt hier die Sonderung von Brust- und Halsabschnitt ebenso zurücktreten, wie weiter nach hinten auch eine Lendenregion nicht unterscheidbar ist. Auch bei den Schildkröten bieten die Wirbel des Rumpfes ein gleichartiges Verhalten dar. Die Differenzirung jener Abschnitte ist jedoch bei alledem keine scharfe, insofern bei Eidechsen und Crocodilen wie bei Vögeln die letzten Rippen des Halstheiles nur wenig an Länge von den nächstfolgenden an das Sternum gelangenden verschieden sind. Aehnliches gilt vom Lendentheile der Eidechsen, der bei den Vögeln sogar mit dem eigentlichen Sacralabschnitt sich verbindet. In den letzteren treten immer mindestens zwei Wirbel ein (Eidechsen, Crocodile, Schildkröten), indess schon bei fossilen Sauriern (Dicynodonten, Pterodactylen, Dinosaurier und anderen) eine grössere Anzahl Beckenwirbel sich vorfindet. Diese Einrichtung steigert sich bei den Vögeln, wo eine grosse Anzahl von Wirbeln (9—20) Verbindungen mit dem Beckengürtel eingeht, und unter meist vollständiger Verwachsung häufig nur aus den Fortsätzen die discreten Bestandtheile erkennen lässt. Die schwankendsten Verhältnisse bietet der Caudalabschnitt dar, an welchem sowohl bei Schildkröten als Vögeln eine im Vergleich zu Eidechsen und Crocodilen bedeutende Reduction sich ausspricht. Unter den Schildkröten ist jener Abschnitt bei verhältnissmässig wenig geringerer Wirbelzahl bei den Chelonien dem Volum nach am meisten verkümmert. Noch mehr reducirt sich die Zahl

Fig. 180. Halswirbel von *Vultur cinereus*. *c* Körper. *p* Bogenstücke. *s* Dornfortsatz. *co* Rippenrudiment.

und auch das Volum der Wirbel bei einem Theil den Flugechsen (Pterodactyli), während ein anderer älterer noch eine bedeutende Schwanzlänge besass (Rhamphorhynchi). Eine parallele Erscheinung bieten die Vögel dar, deren gegenwärtig lebende Formen durch eine Rückbildung dieses Abschnittes charakterisirt sind. Bei einem Theile besteht eine fernere Modification darin, dass der letzte Schwanzwirbel durch Anpassung an die durch Entwickelung der Steuerfedern bedingten Verhältnisse, in eine senkrechte Platte sich auszieht. Dass diese Verkürzung der Schwanzwirbelsäule der Vögel als eine Rückbildung anzusehen ist, erweist sich aus dem Vorhandensein einer langen Caudalwirbelsäule bei den Saururen (Archaeopteryx), die wir in dieser Hinsicht als eine Uebergangsform betrachten müssen.

Das Fortbestehen der Chorda dorsalis bei den *Ascalaboten* lässt eine Trennung der Wirbelkörper ausbleiben. Es findet nur eine unvollständige intervertebrale Differenzirung statt, und wie bei den urodelen Amphibien besteht sogar noch ein intervertebrales Wachsthum der Chorda, und eine Verknorpelung der Mitte des vertebralen Chordaabschnittes. (Vergl. meine Untersuchungen z. Vergl. Anat. d. Wirbelsäule). An die Ascalaboten schliesst sich noch Hatteria an, deren biconcave Wirbelkörper wahrscheinlich gleichfalls von einem intervertebral verdickten Chordastrang durchsetzt werden. — Die intervertebralen Verbindungen der Wirbelkörper scheinen nur bei den Schlangen und Schildkröten durch einfache Gelenke dargestellt zu sein, denn auch bei Eidechsen besteht wenigstens längere Zeit hindurch ein weicher Intervertebralknorpel. Ebenso verhalten sich die Crocodile, bei denen aber in jenem Knorpel eine doppelte Gelenkhöhle entsteht, die von einem Knorpelstrang durchsetzt wird. Bei den Vögeln reduzirt sich letzterer oder bildet nur ein unansehnliches Zwischenband, während von jeder Seite her ein Meniscus einragt. Vergl. meine Bemerkungen in der Jenaischen Zeitschr. III. S. 398. Ferner bez. der Vögel H. Jaeger, S. W. XXXIII. S. 527.

Die Gestalt der Wirbelkörperenden ist in den einzelnen Abtheilungen keineswegs gleich. Die Enaliosaurier besitzen biconcave Wirbelkörper ebenso wie die crocodilartigen Teleosaurier. Ob hieraus auf eine Fischähnlichkeit zu schliessen sei, ist mir in hohem Grade zweifelhaft, denn dazu bedürfte es der Kenntniss der intervertebralen Theile, die ebenso gut, wie bei vielen Amphibien, aus Knorpel bestanden haben mögen. Bei Eidechsen, Schlangen und Crocodilen herrscht die procöle Beschaffenheit vor, dasselbe gilt von den Vögeln, obwohl bei diesen am Halstheile durch Sattel-Gelenkflächen Modificationen gegeben sind. Bei den Schildkröten finden sich an der Halswirbelsäule (auch am Schwanze) verschiedene Formen, indem sowohl dicöle als procöle und opisthocöle Zustände vorkommen.

Bezüglich der Wirbelfortsätze sind bei den Schlangen mehrfache Differenzirungen zu erwähnen, indem bei Einigen (Peropoden) sowohl die Gelenkfortsätze complicirter sind, als auch die letzten Rippen in zwei Schenkel gespalten erscheinen, welches Verhalten sich auf die ersten Querfortsätze der Schwanzgegend fortsetzt.

Die Abgrenzung der einzelnen Körperregionen ist begleitet von einer grösseren Beschränkung der Wirbelzahl, die diesen Regionen zu Grunde liegt. Es bilden sich festere Verhältnisse aus, indem die einzelne Abschnitte bildende Wirbelzahl innerhalb geringerer Breitegrade schwankt. Auch in der Gesammtzahl der Wirbel ist im Vergleiche zu den Fischen im Allgemeinen eine Reduction bemerkbar, und nur in jenen Abtheilungen, wo Extremitätenmangel eine Gliederung der Wirbelfolgen in einzelnen Regionen aufhebt, kehren die hohen Zahlen wieder, die bei Fischen bemerkbar waren. Die Wirbel der Schlangen belaufen sich auf hunderte. Bei Python sind 422, bei Coluber natrix 222 gezählt. Eine wenig geringere Zahl bieten die engmäuligen

Schlangen. Sie nimmt bei den Ringelechsen — (bei Amphisbaena 130) ab, ebenso bei den fusslosen Sauriern. Von den übrigen Sauriern ist sie am bedeutendsten bei Monitor (146), während sie sonst nur selten über 100 sich erhebt.

Die Zahlenverhältnisse der einzelnen Regionen bieten in der Regel beträchtlichere Verschiedenheiten dar, als die Gesammtzahl der Wirbel grösserer Abschnitte oder Gruppen von Regionen. Dies begründet sich darauf, dass die Wirbelzahl weniger veränderlich ist, als das Verhalten ihrer Anhänge, nämlich der Rippen, von deren Beziehungen ein Theil der Regionen der Wirbelsäule bestimmt wird. Die verwandtschaftlichen Beziehungen grösserer Gruppen geben sich somit viel deutlicher zu erkennen, sobald man auf die Vergleichung der Zahlen engerer Abschnitte minderen Werth legt, und vielmehr die Hauptabschnitte berücksichtigt. Ein solcher, aus mehreren Regionen zusammengesetzter Hauptabschnitt begreift die gesammte Rumpfwirbelsäule bis zur Sacralregion. Durch die Verbindung letzterer mit den Beckenwirbeln ist hier ein relativ fester Punct gegeben. Die untergeordneten Regionen schwanken in ihrer Wirbelzahl beträchtlicher als der Gesammtabschnitt. Dabei muss man freilich die Grösse der Schwankung nur in Bezug bringen auf die Wirbelsäule, an der die Schwankung stattfindet. Die Grösse der Variation ist an einem zwischen 40—50 schwankenden Abschnitte nicht so bedeutend als an einem Abschnitte, dessen Zahlen zwischen 3 und 10 sich bewegen. Im ersten Falle beträgt sie nur $^{2}/_{10}$, im letzteren dagegen $^{8}/_{10}$. Man kann also leicht zu irrigen Schlüssen geführt werden, wenn man nämlich die Grösse der Schwankung an sich betrachtet, und aus ihrer Höhe die Werthbestimmung für die Verschiedenheit entnimmt.

Die Zahl der Wirbel des oben erwähnten Theiles der Wirbelsäule bietet bei allen lebenden Reptilien (mit Ausschluss der wegen eines fehlenden Beckens nicht hieher zu rechnenden Schlangen, sowie der schlangenartigen, oder der doch mit nur rudimentären Extremitäten versehenen Saurier) und bei den Vögeln eine Variation von 18—34 dar. Die geringste Zahl trifft sich für die Schildkröten (18—19), die grösste für die Eidechsen (29 bei Monitor) und Vögel (Cygnus musicus) mit 34. Die höheren Zahlen bei Eidechsen finden sich unter den Vögeln nur bei den Ratiden (27 beim neuholl. Casuar und beim Strauss). Daran reihen sich einige andere kleine Gruppen, und bei der Mehrzahl der Carinaten sinkt die Zahl auf 21 und 20 herab, welche in einzelnen Ordnungen sogar sich als beständig erhält.

Beständig erscheint die Gesammtzahl (24) bei den lebenden Crocodilen, indess sie bei den fossilen Teleosauriern eine etwas grössere war. In der Vertheilung der Wirbel auf die einzelnen Regionen ergeben sich durch die verschiedengradige Ausbildung der fast allen Wirbeln zukommenden Rippen Eigenthümlichkeiten für einzelne Abtheilungen. Fehlen die Rippen am vorderen Abschnitt der Wirbelsäule einer grösseren Wirbelzahl, oder erscheinen sie nur als Rudimente, so wird dieser als Halswirbelsäule bezeichnete Abschnitt in demselben Maasse auf Kosten der folgenden ausgedehnt sein, als dieser verkürzt ist. So besitzen die Eidechsen eine geringere Halswirbelzahl als die Vögel (10—23, am häufigsten 12—16), aber dafür sind bei letzteren weniger Rippen ausgebildet, und der Brusttheil ist zu Gunsten des Halses verkürzt. Aehnlich verhält es sich mit der Lendenregion, die gleichfalls einzelne Wirbel durch Entwickelung von Rippen an die Thoracalregion abgeben kann, wie sie durch Rückbildung der Rippen aus letzterer sich differenzirt. Ein Beispiel hiefür liefern uns die Crocodile: So hat nach Cuvier

Gavialis gangeticus	7 Halswirbel,	14 Rückenwirbel,	3 Lendenwirbel.
Crocodilus biporcatus	7 »	13 »	4 »
Alligator lucius	7 »	12 »	5 »

Owen gibt für die drei Gattungen dem Rücken- und Lendenabschnitt je einen Wirbel weniger, zählt aber richtiger 9 Halswirbel. Die Verschiedenheit besteht also darin, dass

bei gleichbleibender Gesammtzahl der Wirbel eine Variation der Anhangsgebilde vor der Sacralregion stattfindet. In diese Reihe könnten wohl noch die Pterodactylen eingefügt werden, da bei diesen nicht nur die Gesammtzahl der Wirbel jenes Abschnittes jener der Crocodile gleichzukommen scheint, sondern gleichfalls 7 Halswirbel angenommen werden können.

Für die Beurtheilung der Verschiedenheit des betrachteten Abschnittes der Wirbelsäule muss auch der Sacralabschnitt in Beachtung gezogen werden, da auch in diesen einzelne Wirbel jener vorderen Region eintreten können.

Als der an absoluter Wirbelzahl veränderlichste Abschnitt bleibt die Caudalregion, an der durch die Beziehungen zu dem vielfachen Anpassungen sich fügenden Körperende ein Theil der Zahlendifferenzen leicht erklärlich wird.

§ 185.

Bei den *Säugethieren* wird die Wirbelsäule in ähnlicher Weise knorpelig angelegt wie in den vorhin behandelten Classen, allein sie bietet durch ihre Beziehung zur Chorda eine bedeutende Verschiedenheit dar. Die erste Veränderung der Chorda besteht im Auftreten den Wirbelkörpern entsprechender Einschnürungen (vergl. Fig. 175. *E*), so dass sie sich nicht wie bei Amphibien, Reptilien, Vögeln vertebral, sondern intervertebral länger erhält. Aus dem sie intervertebral umgebenden Knorpel bildet sich ein Zwischenknorpel (Intervertebralknorpel) aus, in welchem der Chordarest mit mehrfachen Modificationen als Gallertkern fortbesteht. Diese Zwischenknorpel sind somit ursprünglich Theile des aus der skeletogenen Schichte entstandenen Knorpelrohrs, Gebilde, deren Gewebe in anderer Richtung sich differenzirt als jenes, welches die Grundlage der Wirbelkörper abgibt. Diese Einrichtung findet sich bereits bei den Reptilien (Crocodile) vorbereitet. Von den Wirbelkörpern erstreckt sich der Knorpel continuirlich in die oberen Bogen, so dass die Anlage des knorpeligen Wirbels ein Ganzes darstellt. Sowohl im Wirbelkörper als an den Bogen bilden sich selbständige Ossificationen aus, und die somit getrennt verknöchernden Stücke verschmelzen erst nach Abschluss des Wachsthums mit einander. Bei der Verknöcherung der Bogen erstreckt sich der Process von da aus auf einen nicht unbeträchtlichen Theil des Wirbelkörpers, so dass man letzteren im knöchernen Zustande von einem Theile des Bogens gebildet betrachten kann.

Die Bogen bilden an den meisten Wirbeln Dornfortsätze. Bei den langhalsigen Ungulaten (Giraffe, Kameel, Pferd) fehlen sie an der Halswirbelsäule, sind dagegen am Rumpftheile bedeutend entwickelt. Letzteres gilt auch von den Cetaceen, wo sie am Caudaltheile sogar noch ansehnlicher sind. Allgemein bestehen Gelenkfortsätze, ähnlich wie bei den Reptilien, und nur bei den Cetaceen haben sie Rückbildungen erlitten. Als Querfortsätze pflegt man sehr verschiedenartige Bildungen zu bezeichnen, die bald von den Wirbelbogen, bald von den Körpern entspringen. Im letzteren Falle befinden sich die sogenannten Querfortsätze der Lendengegend, in welchen wir in der Regel Rippenrudimente erkennen müssen. Solche finden sich deutlicher nachweisbar an den Halswirbeln mit ächten Querfortsätzen in Zusammenhang.

Die einzelnen Abschnitte der Wirbelsäule sind bei den Säugethieren schärfer als bei den Reptilien und Vögeln differenzirt. Vornehmlich ist es die Halsregion die, durch den constanten Besitz von 7 Wirbeln ausgezeichnet, von dem Brustabschnitte dadurch bestimmter sich abgrenzt, dass ihre Rippen zu denen der Brust keine allmählichen Uebergänge darbieten.

Auch eine Lendenregion tritt, durch den Mangel beweglicher Rippen ausgezeichnet, deutlicher hervor. In der Sacralregion finden sich die zwei schon bei den Reptilien vorhandenen, das Darmbein des Beckens tragenden Wirbel als typische Sacralwirbel. Indem sie untereinander verschmelzen und noch einen oder einige Caudalwirbel mit sich verwachsen lassen, bildet sich ein einheitlicher Abschnitt als »Os sacrum« aus, an welchem wir also die ächten Sacralwirbel von den unächten aus Caudalwirbeln entstandenen zu unterscheiden haben. Bei vielen Beutelthieren wird das Os sacrum nur aus den ächten Sacralwirbeln zusammengesetzt. Ein Caudalwirbel kommt bei den Carnivoren hinzu, ebenso bei vielen Affen, zwei Caudalwirbel treten ins Sacrum der meisten Wiederkäuer und vieler Nager ein, drei oder vier, (das Sacrum somit aus fünf oder sechs Wirbeln bildend), kommen bei den anthropoiden Affen vor. Beim Menschen sind dagegen meist nur drei Pseudo-Sacralwirbel vorhanden. Nicht selten tritt eine noch bedeutendere Vermehrung der falschen Sacralwirbel auf, sowie auch noch der letzte Lumbalwirbel durch Verbindung mit dem Darmbein mit hereingezogen werden kann und dadurch die Zahl der ächten Sacralwirbel auf 3 erhöht, z. B. beim Gorilla. Aber auch dadurch wird die Zahl der Sacralwirbel vermehrt, dass Theile des Beckengürtels sich mit der Wirbelsäule verbinden, die in der Regel davon ausgeschlossen sind. Auf diese Weise entsteht eine beträchtliche Verlängerung des Sacraltheiles (bis auf 8—9 Wirbel) bei den Edentaten.

Der Schwanztheil der Wirbelsäule ist auch bei den Säugethieren der variabelste, er bietet innerhalb der meisten Abtheilungen sowohl Zustände grosser Entwickelung, als auch bedeutende Rückbildungen dar. So erhebt sich die Wirbelzahl bei den Affen bis auf 30, um bei einigen selbst unter die Zahl zu sinken, welche noch beim Menschen sich erhalten hat. —

Bei allen Differenzirungen der Wirbel treffen sich die dadurch entstehenden Eigenthümlichkeiten in der Regel über grössere Strecken ausgedehnt, und wenn sie auch oft scheinbar scharf begrenzt sich darstellen, so fehlen doch die vermittelnden Glieder nicht vollständig. Nur an den beiden vordersten Wirbeln prägt sich eine Einrichtung aus, die ausschliesslich auf diese beschränkt ist, wie sie denn auch nur aus der Verbindungs- und Bewegungsweise des Schädels an dem Rückgrate hervorgeht. Bei den Fischen bestehen bei allen mannichfaltigen Modificationen des vordersten Abschnittes des Rückgrates keine auf die berührten Verhältnisse direct bezüglichen Bildungen. Erst bei den *Amphibien* beginnt jene abweichende Bildung an den ersten zwei Halswirbeln, von denen der erste als *Atlas*, der zweite als

Epistropheus unterschieden wird. Der Atlas ist einfach ringförmig, indem er gewöhnlich der Querfortsätze entbehrt, die nur dann vorkommen, wenn er mit dem folgenden Wirbel (z. B. bei Pipa) verschmolzen ist. Bei den *Reptilien* bleibt der Körper des Atlas, vor jenem des Epistropheus gelagert, von seinen Bogenstücken getrennt, und verbindet sich enger mit dem Körper des Epistropheus als mit letzteren. (Bei den Enaliosauriern verwachsen die Körper dieser beiden Wirbel miteinander.) Dabei entsteht unter diesem Körper noch ein besonderes, die Bogenstücke ventral vereinigendes Stück, und bei den Crocodilen findet sich noch ein dorsales Schlusstück des Bogentheils. Bei den Schlangen verwächst in der Regel der dem Körper des Atlas entsprechende Theil mit dem zweiten Halswirbel, und bildet vorne dessen Zahnfortsatz und ebenso bei den *Vögeln*, bei denen zugleich die ventrale Bogenverbindung im Vergleich zu jenem »Processus odontoides« eine bedeutendere Grösse erreicht. Das Verhalten bei den Reptilien bildet bei den *Säugethieren* einen embryonalen Zustand, der bei den Monotremen länger währt, als bei den Uebrigen, und selbst bei Beutelthieren durch Trennung des Atlaskörpers vom Epistropheus häufig fortbesteht. Sonst verschmilzt der Körper des Atlas vollkommen mit dem Epistropheus, und lässt seinen vordersten Theil als den Zahnfortsatz des letzteren erscheinen. Die untere Vereinigung der Bogen wird bei Marsupiaten nur durch ein Ligament hergestellt, an dessen Stelle bei den Monodelphen eine knöcherne Spange tritt.

Bei der Verknocherung der Säugethierwirbel entstehen an beiden Endflächen des Körpers besondere Epiphysenstücke, die sich in einzelnen Fällen z. B. bei Walthieren, als discrete Knochenscheiben lange erhalten. Dies Vorkommen entspricht der mehrfachen Zahl von Knochenkernen an anderen Skeletstücken, die sowohl bei Reptilien als Vögeln von Einer Stelle aus ossificiren. Jenes Verhalten der Wirbel mahnt zur Vorsicht in der Beurtheilung des morphologischen Werthes der »Ossificationskerne«, aus deren blossem Vorkommen man nicht selten auf die Verbindung mehrerer ursprünglich getrennter Skelettheile hat schliessen wollen, während sie in der That, wie eben bei den Wirbelkörpern, häufig nichts anderes, als durch die Wachsthumserscheinungen bedingte Einrichtungen sind.

Die intervertebralen Flächen der Wirbelkörper sind meist eben oder leicht concav. Am Halse der Wiederkäuer und Einhufer sind sie opisthocöl gestaltet, jedoch ohne Aenderung der Art der Verbindung. Daraus resultirt eine grössere Beweglichkeit. Das Gegentheil bieten die Walfische, deren Halswirbel bei beträchtlicher Verkürzung Verwachsungen darbieten. Bald trifft dieses nur die vorderen (z. B. bei Delphinus), bald alle, selten fehlt dieser Zustand ganz, z. B. Delphinus gangeticus. Auch bei Edentaten ist Verwachsung von Halswirbeln bekannt (Dasypus, Chlamyphorus), ebenso bei Nagern (Dipus sagitta).

Die Länge und Stärke der Dornfortsätze der vorderen Rückenwirbel steht in Zusammenhang mit der Schwere des Kopfes, oder auch der Länge des Halses, indem sie dem in solchen Fällen stark entwickelten Nackenbande Insertionsstellen abgeben. Ein stärkerer Dornfortsatz zeichnet gewöhnlich den zweiten und den siebenten Halswirbel aus, an ersterem häufig durch eine senkrechte Knochenplatte dargestellt. Die Richtung der Dornfortsätze ist bei vielen Säugethieren an den vorderen Rückenwirbeln nach hinten, an den hinteren wie an den Lumbalwirbeln nach vorne. Am Sacraltheil fehlen sie meist oder sind unansehnlich. Die Querfortsätze sind, soweit sie sich auf die Rippen beziehen, bei diesen besprochen.

Charakteristisch ist für den Atlas der Besitz breiter flügelförmiger Querfortsätze. Dieser Zustand ist von dem Verhalten der Beweglichkeit des Schädels abzuleiten. Während derselbe bei Reptilien und Vögeln seine Drehbewegungen in der vom Atlas und Epistropheus gebildeten Gelenkpfanne ausführt, bedingt die bei den Säugethieren vollzogene Trennung des bei Reptilien und Vögeln einfachen Condylus occipitalis in zwei laterale Gelenkköpfe ein Aufhören der Drehbewegung im Atlanto-Occipitalgelenk, in welchem nur Streck- und Beugebewegungen vollführt werden. Dieser Zustand wird compensirt durch die mit der Verschmelzung des Atlaskörpers mit dem Epistropheus ermöglichte Drehung des Atlas auf letzterem, wobei der Schädel im Atlanto-Occipitalgelenk fixirt wird. Somit kann erst bei den Säugethieren von einem Drehwirbel (Epistropheus) die Rede sein. Erst bei diesen dreht sich der Atlas um die vom Zahnfortsatz des Epistropheus gebotene Axe.

Ausser den Querfortsätzen kommen den Säugethieren noch andere laterale Fortsätze der Wirbel in den Processus accessorii zu, die als Ursprungs- und Insertionsstellen von Muskeln Bedeutung haben. Sie entstehen von den Gelenkfortsätzen aus, und können wie diese in vordere und hintere unterschieden werden. An den hintersten Brustwirbeln und an den Lendenwirbeln sind sie am meisten entwickelt.

Bezüglich der Zahlenverhältnisse der Wirbel sind Schwankungen an dem in der Regel aus 7 Wirbeln bestehenden Halsabschnitte anzuführen. Die Zahl erhebt sich auf 8 oder 9 (Bradypus) oder sinkt auf 6 (Choloepus, Manatus australis). Wie im ersteren Falle ein oder zwei der sonst das Brustbein erreichenden Rippen rudimentär sind, so wird im letzteren Falle eine Ausbildung von Rippenrudimenten anzunehmen sein, so dass die an anderen Abschnitten der Wirbelsäule zu beobachtenden Erscheinungen auch hier ihre Geltung haben mögen. Die Zahl der Dorsolumbalwirbel hält sich bei den Säugethieren im Allgemeinen innerhalb engerer Grenzen als bei den Reptilien, und in einzelnen Abtheilungen bietet sie nur ganz geringe Schwankungen. Sehr hoch steigt sie sich bei den Halbaffen (23—24 bei den Lemuren), ferner bei Choloepus (27), beim Elephanten und Rhinoceros (23), beim Tapir und den Pferden (23—24), dann bei Hyrax (29), und den auch durch die grösste Gesammtzahl der Wirbel (bis 73 bei Delph. delphis) ausgezeichneten Cetaceen. Für die übrigen grösseren Abtheilungen spricht sich die gemeinsame Abstammung der einzelnen Gattungen in einer ziemlich vollständigen Uebereinstimmung der Gesammtzahl der Dorsolumbalwirbel aus. Für die Beutelthiere und Artiodactylen ergeben sich durchgehend 19; ebenso viel oder 20 (21 bei Paradoxurus und Procyon) herrschen bei den meisten Nagern, den Raubthieren und der Mehrzahl der Affen, während sie bei einigen der letzteren auf 18 oder 17 (wie auch beim Menschen) sinkt, womit zugleich die meisten Chiropteren übereinstimmen.

Wie bei gleichbleibender Gesammtzahl Brust- oder Lendenregion in verschiedenem Grade sich ausdehnen, je nachdem Querfortsätze zu Rippen, oder Rippen in Querfortsätze umgewandelt werden, möge folgendes Beispiel zeigen. Die Zahl der rippentragenden Brustwirbel beträgt bei den Gattungen Felis und Canis 13, Lendenwirbel 7

bei Mustela und Ursus	14,	»	6
bei Phoca und Hyaena crocuta	15,	»	5
bei Hyaena striata	16,	»	4

Also dürfen wir sagen, dass beim Hunde im Vergleich zu den Hyänen Rippen verloren gingen oder in Querfortsätze sich umwandelten. Ueber die Zahlenverhältnisse der Wirbel vergl. Cuvier's, Tabellen in Leçons. I.

Rippen.

§ 186.

Als aus untern Bogenstücken der Wirbel hervorgegangene Gebilde sind bereits oben die Rippen bezeichnet worden. Unter ihnen haben wir Skelet-

theile zu verstehen, welche einen unter der Axe der Wirbelsäule befindlichen Raum (s. Figg. 173. 174) spangenartig umschliessen. Dieser letztere Raum zerfällt aber in zwei, nach dem Umfange sowohl, als nach den eingelagerten Organen differente Abschnitte. Der vordere Abschnitt wird als Leibeshöhle bezeichnet. Er birgt den Nahrungscanal und alle damit zusammenhängenden, oder von ihm aus entstandenen Organe, sowie nicht minder den Urogenitalapparat. Der hintere Abschnitt setzt sich in den als Schwanz unterschiedenen Körpertheil fort und stellt einen relativ engen, zuweilen sogar in zwei übereinander verlaufende Theile geschiedenen Canal vor, den Caudalcanal. So sehen wir die Verhältnisse bei den *Fischen*, bei denen auch in der Gliederung der Körperregionen die indifferentesten Zustände walten, so dass wir diese Abtheilung auch hier zum Ausgangspuncte nehmen müssen. Der Caudalcanal ist also eine Fortsetzung jenes vordern grösseren Raumes der Leibeshöhle. Dass die letztere vom Peritonaeum ausgekleidet ist, welches dem Caudalcanal abgeht, kann nicht als ein Gegengrund betrachtet werden, da das Peritonaeum mit der Entwickelung der primitiven Darmanlage zusammenhängt, und die vorgetragene Auffassung sich nur auf die Verhältnisse des Skelets bezieht.

Eine Vergleichung der Contenta dieser beiden Abschnitte eines subvertebralen Raumes lässt eine Verschiedenheit ihrer Volumszustände wahrnehmen. Während im Caudalcanal Blutgefässe ihren Weg nehmen, deren Füllungszustände nur wenig schwanken, sind an Organen der Leibeshöhle bedeutende, häufig in regelmässiger Folge von Füllung und Entleerung sich äussernde Umfangsschwankungen wahrnehmbar. Demgemäss muss auch der Umfang der Leibeshöhle ein veränderlicher sein. Diesem Verhalten entsprechen die an dem Bogensystem wahrnehmbaren Einrichtungen, die unteren Bogen erscheinen als unmittelbare Fortsetzungen des Wirbels am caudalen Abschnitt, sie sind unbeweglich; dagegen erscheinen sie am abdominalen Abschnitte in Anpassung an den veränderlichen Umfang des von ihm umspannten Raumes abgegliedert und mehr oder minder beweglich dem Wirbelkörper oder einem davon ausgehenden Fortsatz angefügt. Der letztere wird gleichfalls dem Bogensystem angehörig zu gelten haben. Wir unterscheiden sie aber nicht mehr als »Rippen«, da wir darunter nur discrete, oder doch aus discreten Stücken hervorgegangene Elemente des Skelets verstehen.

Somit betrachten wir die Rippen als Differenzirungen des unteren Bogensystems, und je nach der Ausdehnung der Leibeshöhle längs der Wirbelsäule geht eine verschieden grosse Zahl dieser Bogenstücke in die freiere Rippenform über. Bei einer Rückbildung der Länge der Leibeshöhle werden dagegen Rippen oder deren Rudimente auch an der Caudalregion sich finden. Diese erscheinen zwar in der Form des indifferenten Zustandes der unteren Bogen, sind jedoch nicht direct von solchen, sondern von Rippen ableitbar.

Von diesen nur dem unteren Bogensysteme angehörigen Gebilden sind also vornehmlich drei verschiedene Zustände auseinander zu halten: 1) indifferente untere Bogen, die nur in der Schwanzregion von Fischen (Cyclostomen, Selachier, Ganoiden) vorkommen, 2) Rippen am vorderen Abschnitte der Wir-

belsäule der meisten Fische wie der höheren Wirbelthiere, 3) aus Rippen entstandene untere Bogen am Caudalabschnitte der höheren Wirbelthiere.

Nachdem die indifferenten unteren Bogen bereits bei der Wirbelsäule ihre Beachtung fanden, liegen uns hier nur die Rippen und ihre Derivate vor. Sie fehlen nur den Leptocardiern und Cyclostomen vollständig, auch den Chimären. Bei den übrigen Wirbelthierabtheilungen treffen wir diese Skelettheile bald in rudimentärer Form, bald ausgebildet und dann von den Amphibien an zu einem ventralen Abschlusse gelangend. Letzterer wird durch ein besonderes Skeletstück, das Sternum, zu Stande gebracht.

Sämmtliche Wirbel können Rippen tragen, die darin ihre ursprünglichen Beziehungen bewahren. Diese Zusammengehörigkeit mit den Wirbeln spricht sich nicht sowohl durch die häufige Verschmelzung, als durch die stets eingehaltene gleichmässige Vertheilung auf je ein solches Wirbelsegment aus, und dadurch bestätigt sich die oben auseinandergesetzte Auffassung dieser Skelettheile.

Meist ganz gleichartig erstrecken sie sich bei den *Fischen* von den ersten Rumpfwirbeln an bis zur Caudalregion. Niemals gehen sie untere ventrale Verbindungen ein, denn wo sie hier mit andern Skelettheilen zusammenhängen, gehören diese dem Hautskelet an. Rudimentär treffen wir sie bei den *Selachiern* meist nur durch kurze Knorpelstückchen vorgestellt, ansehnlicher sind sie bei den Stören (Acipenser) unter den *Ganoiden*. Sie sind entweder unmittelbar an dem Wirbelkörper befestigt, oder sitzen an besonderen Querfortsätzen.

Die Ganoiden mit knöchernem Skelete besitzen die Rippen in vollständiger Ausbildung. Am Caudalabschnitte der Wirbelsäule gehen sie allmählich in untere Bogen über, die anfangs auf dieselbe Weise wie vorher die ächten Rippen mit den Wirbelkörpern verbunden sind, gegen das Ende zu jedoch Verwachsungen eingehen können. Der allmähliche Uebergang der Rippen in untere Bogen, d. h. in den noch indifferenten Zustand, ist hier unzweifelhaft zu erkennen. Bei den *Knochenfischen* bieten sich bezüglich der Rippen ausserordentlich variable Verhältnisse dar. Häufig sind sie rudimentär oder fehlen vollständig (Lophobranchier, Gymnodonten u. a. m.). Da die unteren Bogen der Teleostier (Fig. 181. *u*), wie oben bereits hervorgehoben wurde, selbständige Fortsätze der Schwanzwirbel sind, die aus einer Lageveränderung der weiter vorne Rippen tragenden Querfortsätze hervorgehen, so ist erklärlich, dass auch diese unteren Bogen Rippen tragen können, wie solches bei vielen Teleostiern der Fall ist (Fig. 181. *C*).

Fig. 181.

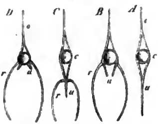


Fig. 181. Verschiedene Formen des Verhaltens der Rippen und der Querfortsätze bei Teleostiern. *c* Wirbelkörper. *o* Obere Bogen. *u* Querfortsätze. *r* Rippen.

Unter den *Amphibien* bieten die Cöcilien die vollkommenst entwickelten Rippen, die nur dem ersten und den letzten Wirbeln abgehen. Rudimentär treten sie bei den Urodelen auf, meist nur kurze, den Querfortsätzen beweglich angefügte Stückchen vorstellend, und bei den Anuren sind sie vollständig verloren gegangen, oder werden in indifferentem Zustande durch die hier sehr ansehnlichen Querfortsätze repräsentirt.

Die Verbreitung der Rippen an allen Rumpfwirbeln besteht dagegen bei den *Reptilien*, mit Ausnahme der Schildkröten, denen sowohl am Halse als am Rumpfe selbst Rippenrudimente zu fehlen scheinen, wenn man nämlich die in den Rückenschild eingegangenen Knochenstücke als Querfortsätze betrachtet. Doch dürfte auch hier, wie bei den ungeschwänzten Amphibien jene Auffassung vorzuziehen sein, welche einen indifferenten Zustand annimmt, nämlich Rippe und Querfortsatz nicht von einander gesondert, und durch Ein Stück repräsentirt. Bei den Eidechsen und Schlangen fehlt die Rippe des Atlas und während bei den erstern ein Theil der Rumpfrippen mit einem Sternum verbunden ist und dadurch eine grössere Scheidung des Rippen tragenden Abschnittes der Wirbelsäule bedingt, verhalten sich die Rippen der Schlangen vom zweiten Halswirbel an bis zum Rumpfende in ziemlich gleichartiger Weise. Alle sind durch sehr bewegliche Verbindung mit der Wirbelsäule ausgezeichnet.

Die mit dem Sternum sich verbindenden Rippen der Eidechsen sind immer in mehrere Abschnitte gesondert, von denen meist nur der obere vertebrale vollständig ossificirt. Die sternalen Enden bleiben in der Regel knorpelig und fügen sich nur zu wenigen Paaren direct dem Sternum an. Eine grössere Anzahl verbindet sich nicht selten mit einem dem hinteren Sternalende angefügten Knorpelbogen. Die Trennung einer Rippe in zwei Stücke kommt schon an manchen Halsrippen vor; bei den Crocodilen und Eidechsen ist diese Differenzirung durch Theilung des Sternocostalstückes in zwei Abschnitte noch weiter gediehen.

Fig. 182

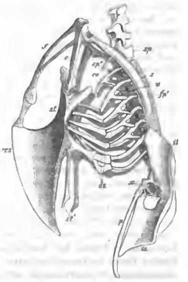


Fig. 182. Thorax, Schultergürtel und Becken von *Ciconia alba*. *st* Brustbein. *st'* Abdominalfortsätze desselben. *cr s* Brustbeinkamm. *f* Schlüsselbein (Furcula). *c* Coracoid. *s* Scapula. *os* Ossa sternocostalia. *u* Processus uncinati. *sp* Dornfortsatz des ersten Brustwirbels. *fp'* Verschmolzene Dornfortsätze. *il* Darmbein. *is* Sitzbein. *p* Schambein. *x* Pfanne des Hüftgelenks.

Durch das Vorkommen von Sternocostalstücken an den letzten Halsrippen wird ein ganz allmählicher Uebergang zu den Brustrippen vermittelt.

Die Verbindung der Halsrippenrudimente mit der Wirbelsäule führt bei den *Vögeln* zwar an dem grössten Abschnitt der Halswirbelsäule zu einer völligen Verwachsung, dagegen ist die Verbindung an den letzten Halswirbeln freier, so dass sich auch hier derselbe allmähliche Uebergang zu den das Sternum erreichenden Brustrippen darstellt. Die letzteren treffen sich wie bei den Eidechsen in geringerer Anzahl und sind gleichfalls in ein vertebrales und sternales (Os sternocostale) Stück geschieden. Die vertebralen Stücke sind durch rückwärts gerichtete Fortsätze (vergl. Fig. 182. *u*) (Processus uncinati) ausgezeichnet, welche an den Körper der nächstfolgenden Rippe sich anlagern. Diese Einrichtung scheint von den Reptilien her abgeleitet werden zu müssen, denn sie kommt sowohl Sauriern (Hatteria) zu und besteht in grösserer Verbreitung bei den Crocodilen, wo solche Fortsätze bereits an den Enden der Halsrippen (mit Ausschluss des ersten Paares), sowie an den vertebralen Stücken der Brustrippen vorhanden sind.

Bei entwickelter Schwanzregion der Wirbelsäule — Eidechsen, Crocodile, Schildkröten — bestehen Rippenrudimente in Form unterer Bogenstücke, durch welche der Caudalcanal umschlossen wird.

Bei den *Säugethieren* sind die Halsrippen, wie bereits bemerkt, vollständig in die Wirbel aufgegangen und nur in der selbständigen Verknöcherung macht sich das ursprüngliche Verhältniss deutlicher bemerkbar, sowie auch hin und wieder am letzten Halswirbel eine freie Rippe erscheint. Die in verschiedener Zahl vorhandenen Brustrippen lassen die Trennung in die zwei oben erwähnten Stücke darin erkennen, dass die Verknöcherung nie die ganze Rippe gleichmässig ergreift, so dass eine sternale Portion knorpelig fortdauert. Wenn auch diese verknöchert (Edentaten, Cetaceen), so bildet sie doch immer ein selbständiges Stück. Bei Ornithorhynchus sind die fünf letzten Rippen mit einem wieder getheilten Sternocostalstücke versehen und auch bei Manis wiederholt sich dies Verhalten an der 7—11. Rippe. Nur die vorderen Rippen erreichen das Brustbein. Die hinteren verbinden sich entweder mit dem Sternalende nächstvorderer, oder sie laufen frei aus, und schliessen somit an rudimentäre Formen an, zu welch' letzteren auch die bei Cetaceen vorkommenden, der Verbindung mit der Wirbelsäule gänzlich entbehrenden letzten Rippen gehören. In der Lendenregion sind die Rippen wieder mit den Wirbeln innig vereinigt, sie erscheinen hier unter der Form von Querfortsätzen, von denen jedoch die vordersten durch nicht seltenen Uebergang in Rippen ihre morphologische Bedeutung kund geben können. Endlich fehlen bei langgeschwänzten Säugethieren auch die als untere Bogen erscheinenden Rippenrudimente nicht. —

Die Verbindungsstellen der Rippen mit den Wirbeln erscheinen an den Körpern der letzteren, und zwar meist in der Mitte derselben. Wo nicht besondere Fortsätze die Rippen tragen, ist jenes Verhalten bei den Fischen allgemein. Das Vertebralende der Rippe zeigt sich daher meist etwas verbreitert, allein es bleibt einfach. Auch bei den rudimentären Rippen der

Amphibien ist dasselbe der Fall. Dagegen ist bei den Cöcilien das Vertebralende gespalten, so dass es an zwei Stellen mit der Wirbelsäule in Verbindung steht. Ein ähnliches Verhalten zeigen auch die sogenannten Querfortsätze mancher geschwänzten Amphibien, indem sie am Ursprunge von einem Canale durchsetzt sind. Diese Eigenthümlichkeit trifft sich in den höheren Classen allgemeiner. Angedeutet ist sie bei den Schlangen durch Verbreitung der Articulationsfläche. Bei Eidechsen und Crocodilen, ist wie bei den Vögeln, die Trennung vollkommen (Fig. 183.), und ein Schenkel (*β*) articulirt mit dem Körper (*c*), der andere (*α*) mit dem von den oberen Bogen ausgehenden Querfortsatz (*tr*) des Wirbels. Diese doppelte Verbindung mittelst Capitulum und Tuberculum besteht meist nur an dem vorderen Abschnitte der Wirbelsäule, an Hals- und Brustwirbeln. In der Lendenregion treten die Rippen an die Querfortsäte über, wobei der das Capitulum tragende Schenkel des vertebralen Endes verschwunden sein muss, wie bei den Crocodilen. Auch bei den Säugethieren besteht diese Vereinfachung der Verbindungsweise nach hinten zu. Allein hier scheint das Tuberculum der Rippe der sich rückbildende Theil zu sein, indem die Rippe sich entweder direct an den Wirbelkörper fügt, oder mit einem von diesem und nicht vom obern Bogen ausgehenden Querfortsatze sich verbindet.

Fig. 183.



Der oben gegebenen Auffassung der Rippen als ventraler Anhänge oder Fortsätze der Wirbel widerspricht scheinbar das getrennte Auftreten derselben. Für die Beurtheilung der discreten Anlage der knorpeligen Rippe ist in Erwägung zu nehmen, dass wir in den mit Rippen ausgestatteten Wirbelthieren schon sehr hoch entwickelte Formen vor uns haben, wo die in der discreten Anlage gegebene Erscheinung bereits die längst vererbte Einrichtung eines sehr frühzeitig erworbenen Zustandes sein muss. Die Verschmelzung der Anlagen rudimentärer Rippen mit den Wirbeln, die da, wo keine Beweglichkeit von ihnen verlangt wird, sich findet, weist ebenso darauf hin, wie die stete Continuität der hinteren unteren Bogen bei Ganoiden und Selachiern. Das hierin gegebene von den unteren Bogen der Schwanzwirbelsäule bei den Reptilien und Säugethieren verschiedene Verhalten, dürfte damit zu erklären sein, dass sie bei den Selachiern und Ganoiden noch in ihren ursprünglichen Beziehungen sich finden, während jene andern durch ihr selbständiges Auftreten documentiren, dass sie einmal Rippen waren, und nur theilweise in ihre primitiven Verhältnisse zurückgetreten sind.

Wenn wir also die Rippen im Allgemeinen als eine zum ventralen Abschluss tendirende Fortsatzbildung der Wirbel betrachten, die erst secundär von letzteren abgelöst worden sind, so geht daraus zwar eine Verwandtschaft mit ähnlichen directen Fortsätzen der Wirbel, die an einzelnen Abschnitten als Querfortsätze erscheinen, hervor, allein es besteht deshalb noch kein zwingender Grund, alle derartigen Fortsätze als homodyname Theile von Rippen zu betrachten. Die Rippen tragenden Querfortsätze der Lendenwirbel der Crocodile können unmöglich Homologa von Rippen sein, die ja doch erst an ihrem Ende sitzen. Ebenso wenig können die Querfortsätze der Schwanzwirbel der Reptilien

Fig. 183. Dorsalwirbel von *Falco buteo*. c Körper des Wirbels mit einem sogenannten untern Dornfortsatz. *s* Oberer Dornfortsatz. *tr* Querfortsatz. *i* Rippe. *α* Tuberculum. *β* Capitulum.

und Säugethiere als Rippen gedeutet werden, da die unteren Bogen der Schwanzwirbel aus Modificationen der Rippen entstehen, wie bei den Ganoiden unzweifelhaft nachweisbar ist. Man wird also unter dem allgemeinen Begriffe des Querfortsatzes zweierlei Bildungen zu verstehen haben, einmal eine ganz selbständige Production des Wirbels, und dann eine mit dem Wirbel verschmolzene oder eigentlich nicht von ihm zur Ablösung gekommene Rippe. Unter den Säugethieren bieten sich lehrreiche Beispiele dafür dar, dass die Querfortsätze der Lendenwirbel bei weitem nicht in allen Fällen als Rippenäquivalente gelten können. Während in den meisten Fällen ein allmählicher Uebergang der Rippen in diese Querfortsätze nachgewiesen werden kann, sowie die Querfortsätze der Brustregion in die accessorischen Fortsätze der Lendenregion sich verfolgen lassen, so sind bei Einigen, z. B. den Schweinen, bereits am letzten Rippen tragenden Brustwirbel Querfortsätze vorhanden, die mit denen des ersten Lumbalwirbels übereinstimmen, und eine Vergleichung der Rippen mit jenen Lumbalquerfortsätzen unmöglich machen. Jedenfalls liegen hier sehr mannichfaltige Verhältnisse vor, die in einer anscheinend gleichartigen Beschaffenheit sich aussprechen, aber deshalb noch keineswegs zur Beurtheilung nach einer und derselben Schablone Berechtigung geben.

Von den Rippen müssen bei den Fischen andere nur rippenähnliche Gebilde unterschieden werden, die sich theils an die eigentlichen Rippen, theils an die Wirbelkörper oder deren Querfortsätze anfügen. Es sind dies die sogenannten Fleischgräten, meist Yförmige, zwischen die Seitenmuskeln eingelagerte Knochenstückchen, welche nicht selten die Rippen an Stärke übertreffen. Die bei den verschiedenen Fischen sehr variable Verbindung dieser rippenähnlichen Knochenstäbchen mit der Wirbelsäule, lässt deren morphologische Bedeutung als rein accessorische Skelettheile, die man etwa nur verknöcherten Zwischenmuskelbändern vergleichen kann, erkennen. Man hielt sie früher für wirkliche Rippen und hat so den Fischen mehrere Rippenformationen zugeschrieben, äussere, die zwischen den Muskeln lägen, und innere, welche die Bauchhöhle begrenzten (Cuvier, Meckel, Agassiz), bis durch J. Müller ihr wirklicher Werth nachgewiesen ward.

Uebrigens kommen ähnliche Beziehungen auch bei wahren Rippen vor, insofern sich bei manchen Fischen die Enden nicht an die Umgrenzung der Leibeshöhle halten, sondern weiter in die Muskelmasse eindringen, und so vollständig von jenen umgeben sind. Einzelne Rippen erscheinen auch abgelöst und treten mit der Schwimmblase in Zusammenhang. Die Anheftung der Rippen an die von Querfortsätzen gebildeten unteren Bogenschenkel der Schwanzregion der Teleostier kommt in ziemlicher Verbreitung vor. Sie dienen auch dann noch zur Umschliessung eines Raumes, der häufig das Hinterende der Schwimmblase aufnimmt, z. B. bei Mormyren. Am ausgedehntesten ist dieses Verhalten bei Ophiocephalus gegeben, wo die unvereinigten Querfortsätze fast in der ganzen Länge des Schwanzes Rippen tragen.

Dass die Rippenrudimente der Amphibien nicht als Anfänge dieser Bildungen zu deuten sind, geht aus dem Vorkommen eines Sternum hervor. Da letzteres seine Bildung von den ventralen Enden der Rippen her nimmt, setzt es Rippen voraus. Dadurch kommen wir dazu, bei den Amphibien eine Rückbildung der Rippen anzunehmen, derart, dass von den ursprünglich continuirlichen Knorpelspangen sich nur das vertebrale Stück, sowie das in die Bildung des Sternum eingehende Ende erhalten hat.

Die Beziehung der Rippen zu den Wirbeln erleidet bei den *Crocodilen* eine eigenthümliche Modification. Es trägt nämlich nicht nur das untere, die beiden Bogen vereinigende Stück des Atlas ein Rippenpaar, sondern ein gleiches findet sich auch am eigentlichen, vor dem zweiten Halswirbel gelagerten Körper des Atlas (dem sog. Zahnfortsatz des Epistropheus). Da der zweite Halswirbel keine Rippen besitzt, ist es unzweifelhaft, dass man die ihm zugehörigen in jenen des Atlaskörpers zu suchen hat. Auch an der Bauchwand kommen den Crocodilen rippenartige Gebilde zu (8 Paare), die

in der Linea alba nahe zusammentreten, und von denen das letzte breitere Paar dicht vor dem Becken lagert. Da diese Stücke keine knorpelige Anlage besitzen, werden sie von den Rippen ausgeschlossen und vielmehr als Ossificationen sehniger Theile (Inscriptiones tendineae) betrachtet werden müssen. — Die rippenartigen Fortsätze der Schildkröten sind bereits eben beurtheilt werden.

Sternum.

§ 187.

Das **Brustbein** bildet durch Aufnahme mehrerer Rippenpaare den ventralen Abschluss des durch letztere dargestellten Bogengerüstes und tritt fast immer in nahe Beziehungen zum Schultergürtel. Es nimmt seine Entstehung aus einer mit den Rippen gleichen Anlage, in dem es anfänglich einen die betreffenden Rippen jederseits unter einander verbindenden Knorpelstreif vorstellt, somit als paariger Skelettheil erscheint. Erst aus der Vereinigung beider Hälften geht das spätere Verhalten hervor. In vielen einzelnen Einrichtungen sind aber auch dann noch diese ursprünglichen Beziehnngen erkennbar. Es tritt erst bei den *Amphibien* auf, denn die bei manchen Fischen auf ein Sternum bezogenen Skelettheile gehören nicht hierher. Der rudimentäre Zustand der Rippen bei den Amphibien lässt das Sternum nur mit dem Schultergürtel in Verbindung stehen. So erscheint es bei den Salamandrinen als eine breite dünne Knorpelplatte, die zur Aufnahme der Coracoidstücke des Schultergürtels tiefe Falze zeigt. Bei den ungeschwänzten Amphibien (Fig. 184. *p*) tritt es sogar an den hinteren Rand der unter einander median vereinigten Coracoidknochen (*co*) und stellt auf diese Weise nur einen Anhang des Schultergürtels vor. Dieses Lagerungsverhältniss des Sternum hat dessen wahre Bedeutung lange verkennen lassen, indem man es als Hyposternum auffasste, und das eigentliche Sternum in dem medianen Knorpel (*s*) der Coracoidea sah. Zuweilen bleibt es auch hiervollständig knorpelig oder es geht nur das dem Schultergürtel angefügte Stück in Knochen über, an dem sich das hintere Ende als breite Knorpelplatte erhält.

Fig. 184.



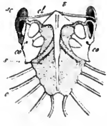
Als eine an das Sternum der Amphibien eng angeschlossene Bildung erscheint die Brustbeinplatte unter den *Reptilien* bei Eidechsen und Crocodilen. Man trifft sie hier meist von rhomboidaler Gestalt und in ähnlichen Beziehungen zum Schultergürtel. Bei den Eidechsen bleibt das Sternum gleichfalls häufig vollständig knorpelig und zeichnet sich durch ansehnliche

Fig. 184. Sternum und Schultergürtel von *Rana temporaria*. *p* Körper des Sternum nach hinten in eine breite Knorpelplatte auslaufend. *sc* Scapula. *sc'* Suprascapulare. *co* Coracoid, in der Medianlinie mit dem der andern Seite verschmolzen *s*. *cl* Clavicula. *e* Episternum.

Breite aus (Fig. 185. *s*). Mit dieser nur einige Rippenpaare aufnehmenden Platte verbinden sich am Hinterrande noch knorpelige Fortsätze.

Die letzteren sind bei manchen Sauriern paarig vorhanden und lassen sich dadurch enger an die Rippen anreihen, indem sie als blosse Fortsätze derselben erscheinen; bei anderen dagegen findet sich, wie auch bei den Crocodilen, ein unpaares Stück dem Hinterende der Sternalplatte angefügt, an welches die Rippen dann ebenso wie an die paarigen Stücke herantreten. Das Sternum besteht also hier aus zwei Abschnitten, einem vorderen grösseren rhomboidalen Stücke und einem hinteren kleineren, welches auch durch mehrere auf einander folgende vertreten sein kann. Aus dem ganzen, besonders durch die Art der Verbindung mit den Rippen sehr wechselvollen Verhalten lässt sich schliessen, dass diese sämmtlichen Anhangsgebilde der Sternalplatte dem Sternum selbst zuzurechnen sind. In einer Theilung nach beiden Seiten liegt in diesen Stücken die Fortdauer des Embryonalzustandes.

Fig. 185.



Das Brustbein der *Vögel* ist die weiter entwickelte Sternalplatte der Reptilien, an welcher das hintere Stück nicht mehr zur Entwickelung kommt. Wie bei den Eidechsen und Crocodilen nimmt es nur wenige (bis 6) Rippenpaare auf. Stets ossificirt es vollständig. Durch Anpassungen an die Verhältnisse der Muskulatur bietet es manche Abweichungen. Als ein breites, vorne stark gewölbtes Knochenstück trifft man es bei den Ratiten (Struthionen, Apteryx) (vergl. Fig. 186. *a*), die übrigen Vögel (Carinatae) sind durch eine an der vorderen convexen Fläche des Brustbeines vorspringende Crista ausgezeichnet, welche als Oberflächenvergrösserung für Muskelursprünge dient. Die Gestalt des Sternums entspricht somit den zur Bewegung der Flügel dienenden mächtigen Muskelmassen. Demgemäss sehen wir auch den Umfang des Sternums und seiner Crista nach der Ausbildung des Flugvermögens der Vögel in verschiedenen Anpassungszuständen. Das hintere Ende zeigt sehr häufig paarige Oeffnungen (s. Fig. 187), die durch Membranen verschlossen werden (z. B. bei Raub- und Schwimmvögeln); durch Durchbruch der Umgrenzung dieser Oeffnungen gegen den hinteren Sternalrand entstehen unter einer der Grösse der Oeffnungen entsprechenden Verkleinerung

Fig. 186.

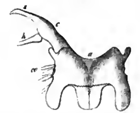


Fig. 185. Sternum und Schultergürtel von *Uromastix spinipes*. *s* Sternalplatte, seitlich Rippenpaare stützend, nach hinten mit zwei Fortsätzen versehen. *sc* Scapula. *co* Coracoid. *cl* Clavicula. *t* Episternum. Die knorpeligen Theile des Sternum und der Coracoidea sind punctirt dargestellt.

Fig. 186. Sternum und rechter Schulterknochen von *Apteryx australis*. *a* Sternalplatte. *co* Rippen. *s* Scapula. *c* Coracoid. *h* Humerus. (Nach Blanchard.)

des Sternums nach hinten gerichtete Fortsätze (Processus abdominales) und die Oeffnungen gestalten sich zu Incisuren (vergl. Fig. 188), zwischen denen gleichfalls eine Membran sich ausspannt.

Wie in den seitlichen Verbindungen mit den Rippen, so bietet das Sternum der Vögel auch durch seine Verbindung mit dem Schultergürtel enge Anschlüsse an die entsprechenden Verhältnisse der Reptilien. Die Coracoidea sind wie dort seinem Vorderrande in falzförmige Vertiefungen eingefügt.

Fig. 187.

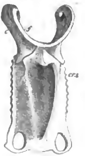


Fig. 188.



Bei den *Säugethieren* erscheint das Sternum von dem der vorhergehenden Classen verschieden durch seine in der Ossification ausgesprochene Gliederung. Es setzt sich, wenn auch ursprünglich aus zusammenhängendem Knorpel gebildet, immer aus einzelnen hinter einander gereihten Knochen zusammen, die nicht selten aus paarigen Ossificationskernen entstehen. Auch im Falle es später aus Einem Knochen gebildet erscheint, sind im Laufe der Entwickelung jene einzelnen Abschnitte aufgetreten, und die einheitliche Bildung stellt nur Einen späteren Zustand vor. In seiner Gestalt treffen wir zahlreiche Abänderungen nach den grösseren Gruppen der Säugethiere.

Die Beziehung zum Schultergürtel ist nicht ohne Einfluss auf den Bau des Sternums; wo der erstere mittelst der Schlüsselbeine mit dem Sternum verbunden ist, zeichnet sich der bezügliche Abschnitt durch grössere Breite aus und wird dann als Manubrium bezeichnet. Auf der Vorderfläche dieses besonders bei den fliegenden Säugethieren sehr ansehnlichen Abschnittes kann sich zur Oberflächenvergrösserung ein leistenförmiger Vorsprung entwickeln, der nur functionell mit der Crista der Vögel übereinstimmt. Bei fehlenden Schlüsselbeinen ist das Vorderende des Sternums meist schmal (z. B. bei Carnivoren, Pferden), wogegen das hintere an Breite zunimmt. Letzteres setzt sich in allen Fällen in ein medianes, häufig knorpelig bleibendes Stück (Fig. 191. x) fort (Processus xiphoides), welches in die Bauchmuskulatur sich erstreckt.

Fig. 189.



Fig. 190.



Fig. 187. Sternum von *Falco Buteo* (etwas schräg von der Seite gesehen). *crs* Crista sterni. *f* Furcula. *c* Coracoid.

Fig. 188. Sternum von *Numida meleagris* (von vorne). *crs* Crista sterni. *c* Coracoid.

Fig. 189. Sternum von *Vespertilio murinus*. *s* Sternum. *c'* Crista. *cl* Clavicula. *c* Rippen.

Fig. 190. Sternum nebst Rippenknorpeln von *Cervus capreolus*. *se* Rippenknorpel. *x* Schwertfortsatz.

Die bei Fischen als Sternalbildungen beschriebenen Theile sind Ossificationen im Integumente, mit denen die Enden von Rippen in Verbindung stehen. Sie sind bei Clupeiden beobachtet. Da das Sternum aus einer knorpeligen, mit den Rippen in continuirlichem Zusammenhange stehenden Anlage sich entwickelt, können keine einer solchen entbehrenden Hautknochen als Sternum gedeutet werden.

Das Vorkommen eines Brustbeins bei den Amphibien und der Mangel von Beziehungen zu Rippen gibt für die rückgebildete Natur der letzteren einen Beweis ab. Bei den Urodelen ist die Sternalplatte der Derotremen und Salamandrinen am meisten ausgebildet. Bei den Anuren ist sie am mannichfaltigsten. Breit bei Pipa, Phyllomedusa, schmäler bei Bufo, nimmt der vordere ossificirende Abschnitt allmählich schlankere Formen an, und endigt mit einer breiteren Knorpelplatte (Rana), oder der vordere knöcherne Theil bleibt breit, gestaltet sich aber unter Verlust der Plattengestalt zu einer längs der Coracoidknorpel sich erstreckenden Knochenleiste (Bombinator). Bezüglich des Näheren vergleiche man meine Untersuchungen zur vergl. Anat. der Wirbelthiere, Heft 2.

Unter den Reptilien fehlt ein Sternum den Schlangen gänzlich, ebenso den schlangenartigen Sauriern (Ringelechsen: Amphisbaena, Lepidosternum etc.), dagegen kommt es den übrigen Sauriern mit fehlenden Vorder-Extremitäten (Anguis, Pseudopus etc.) zu. Getrennt bleiben die beiden primitiven Hälften bei Acontias Meleagris. Partielles Getrenntbleiben der primitiven Leisten kann auch bei sonstiger Verschmelzung vorkommen, so dass die Sternalplatte in der Mitte eine Durchbrechung erhält. Doch kommen bei manchen Eidechsen auch Sterna mit zwei seitlichen Löchern vor, die also nicht auf diese Entwickelung bezogen werden dürfen. Die vom Brustbein ausgehenden Fortsätze können auch frei in die Bauchwand auslaufen, so dass dann ihre Verbindung mit Rippen unterbrochen ist. Reiches Detail schildert RATHKE in seiner Schrift über den Bau und die Entwickelung des Brustbeins der Saurier. Königsberg 1853. Dass das Plastron der Schildkroten schwerlich von einer Sternalbildung abgeleitet werden kann, ist beim Hautskelet erwähnt worden. — Auch das sogenannte »Bauchsternum« der Crocodile kann man nicht den Sternalgebilden beizählen. Vor allem ist der der Linea alba entsprechende mediane Verbindungstheil immer ein Sehnenstrang, und die ihm verbundenen »rippenartigen Stücke« haben ohnehin nichts mit einem »Sternum« zu thun. Eine ähnliche Bildung findet sich übrigens auch bei Sauriern (Hatteria), wo aus drei Theilen bestehende, spangenartige Knochen in der Bauchwand vorkommen, und zum Theile auch mit Rippen sich in Verbindung setzen. Das letztere geschieht jedoch alternirend, so dass zwischen je zweien, Rippenenden aufnehmenden Stücken immer ein anderes ohne diese Beziehung vorkommt.

Am Sternum der Vögel erscheint häufig ein an der Seite des Vorderrandes entspringender Fortsatz: Processus costalis. Er ossificirt von einem besonderen Kerne aus, ebenso wie die Processus abdominales, die vielleicht, der Sternalplatte ursprünglich fremde Gebilde, den Hörnern des Sternum der Saurier homolog sein dürften. Die Verschiedenheit von dem Zustand des Sternums der Saurier bestände also wesentlich in einer ansehnlichen Verlängerung des primitiven Sternums nach hinten, wodurch die bei den Sauriern am Hinterrande entspringenden Fortsätze an die Seite gedrängt werden. Je entwickelter diese Fortsätze sind, desto mehr nähert sich das Sternum der Saurierform. Durch Verbreiterung der Fortsätze und Verschmelzung mit dem Sternum wird dieses in die mehr quadranguläre Gestalt übergeführt. Die Ausschnittbildungen sowie die seitlichen Löcher sind sämmtlich mit dem Verhalten der Abdominalfortsätze in Beziehung zu bringen. Die letzteren werden einer ursprünglichen Sternalform um so mehr nahe stehend zu gelten haben, als sie gerade bei den mit weniger entwickeltem Flugvermögen ausgestatteten Vögeln verbreitet sind. Die allmähliche Einziehung der Fortsätze in die Sternalplatte kann somit als eine Entfernung von jenem Zustande angesehen werden.

Sie zeigt sich um so vollständiger, je mehr mit der Ausbildung des Flugvermögens die im Vogel eingeschlagene Organisationsrichtung ausgesprochen hervortritt, je weiter also die Entfernung von dem den Reptilien entstammten Urzustande ist. Der Brustbeinkamm entsteht von beiden primitiven Hälften des Sternums, und zeigt demgemäss anfänglich Spuren einer Trennung. (RATHKE). Er kann also kein aus dem mit dem Sternum verbundenen Episternum hervorgegangenes Gebilde sein. Diese Trennung des Sternums gestattet eine Einlagerung der Luftröhre bis in die Crista z. B. bei Grus cinerea, bei Cygnus musicus und Bewickii. — Die Sternalflächen sind am umfangreichsten entwickelt bei den Colibris, bei Cypselus. Hier sind die Abdominalfortsätze, ohne Lücken zu lassen, in die Sternalplatte eingegangen. Am ansehnlichsten sind sie auf Kosten der schmalen Sternalplatte bei den Hühnern. Ueber das Vogelsternum vergl. BERTHOLD, Beiträge. Gött. 1831. Ferner BLANCHARD, Ann. sc. nat. IV. xi.

Die Zahl der das Säugethiersternum zusammensetzenden Stücke ist nach der mit dem Sternum verbundenen Anzahl von Rippen verschieden. Die Rippen verbinden sich mit dem Sternum immer zwischen je zwei solchen Stücken, die selbst wieder meist aus mehreren Knochenkernen hervorgehen. Selten ist es breit; ausnehmend breit bei Cetaceen, wo es zugleich von Oeffnungen durchsetzt ist. Die beim Menschen bestehende Form nimmt es erst bei den Affen an. Bezüglich der Entwickelung vergl. RATHKE, A. A. Ph. 1838.

Episternum.

§ 188.

Mit dem Sternum verbunden, kommt in grosser Verbreitung ein besonderer Skeletapparat vor, der wegen seiner Beziehung zum Sternum als *Episternum* bezeichnet wird. Wir haben diesen nach seiner Entstehung und seinem speciellen Verhalten in zwei Abtheilungen zu scheiden, wenn auch für alle derartige Gebilde die durch Aufnahme der Claviculae ausgesprochene Beziehung zum Schultergürtel die gleiche oder doch mindestens eine ähnliche ist.

In der einen Abtheilung wird das Episternum durch secundäre Knochengebilde vorgestellt. Es ist niemals knorpelig präformirt und liegt der ventralen Fläche des Sternum auf. So erscheint es bei den *Reptilien*. Hier bildet es meistens ein Kreuz- oder T-förmiges Knochenstück (Fig. 185. *t*), dessen beiden Aesten die Schlüsselbeine angefügt sind, während das Mittelstück sich dicht an das Sternum schliesst, oder sogar (Ascalaboten) mit ihm verwächst. Bei den Crocodilen sind mit den Schlüsselbeinen auch die Queräste des Episternums verloren gegangen, letzteres erscheint daher nur als ein längerer dem Vordertheil des Sternums aufliegendes Knochenstück, und bei den des Schlüsselbeins entbehrenden Chamäleonten fehlt das ganze Episternum.

Die enge Verwandtschaft, welche das Sternum der *Vögel* mit jenem der Reptilien zeigt, kann vermuthen lassen, dass das hier fehlende Episternum durch die Sternalcrista ersetzt wird. Das bei den Eidechsen in das Mittelstück des Episternums sich umbildende Gewebe würde sonach bei den Vögeln direct in das Sternum übergegangen und zur Herstellung des Kammes verwendet sein. Doch fehlen für die Begründung dieser Auffassung sichere Be-

40 *

weise, und es könnte nur der zwischen Crista sterni und den Schlüsselbeinen liegende Bandapparat als die Stelle eines Episternums einnehmend angesehen werden. Wir suchen daher in der Crista keine Beziehungen zum Episternum.

Die zweite Gruppe der Episternalbildungen besteht aus knorpelig präformirten Skelettheilen. Unter den *Amphibien* besitzen ein solches Episternum viele Anuren (vergl. Fig. 184. *e*) als ein durch die median vereinigten Coracoidstücke vom Sternum getrenntes und vor dem Schultergürtel gelagertes Knochenstück. Wie durch die Trennung vom Sternum bedeutende Veränderungen eines ursprünglichen Zustandes eingetreten sein müssen, so ergeben sich solche auch durch die veränderten Beziehungen zu den Schlüsselbeinen, welche häufig nur an sehr beschränkter Stelle das Episternum berühren, oder sogar alle Beziehungen zu ihm verloren haben.

Die *Säugethiere* zeigen das Vorkommen episternaler Gebilde, gleichfalls an das Vorhandensein einer Clavicula geknüpft. Dieselben bilden überall ein Zwischenglied zwischen Sternum und Schlüsselbein. Das Episternum erscheint am vollständigsten bei den Monotremen als ein dem Sternum angefügter, in zwei seitliche Aeste auslaufender Knochen. Bei den Beutelthieren (Didelphys) bleiben die seitlichen Aeste (Fig. 191.) knorpelig, während das Mittelstück mit dem Sternum verschmilzt. Diese Verbindung mit dem Ster-

Fig. 191.

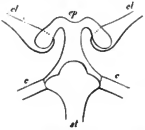


Fig. 192.



num führt bei Anderen zu einer Auflösung des Episternum; dann erscheinen nur die seitlichen Stücke (Fig. 192) entweder als Knorpel, oder auch als knöcherne Theile und schliessen sich dem Sternalende der Clavicula an, dasselbe mit dem Sternum verbindend. Hierfür bieten Nagethiere und Insectivoren, sowie auch Edentaten viele Beispiele dar. Bei den Affen gehen diese Episternalgebilde noch weitere Rückbildungen ein. Sie treten als platte, zwischen Sternum und Schlüsselbein gelagerte Knorpelstücke auf, welche in gleicher Weise wie beim Menschen nicht als blosse Zwischenknorpel eines Sterno-Claviculargelenks aufzufassen sind, sondern vielmehr als Rudi-

Fig. 191. Episternum mit seinen Verbindungen von einer jungen *Beutelratte*. *st* Vorderes Ende des Sternums (ossificirt). *ep* Episternum (knorpelig). *cl* Clavicula. *c* Die beiden ersten Rippen.

Fig. 192. Episternum vom *Hamster*. In den knorpeligen Episternalien befinden sich Knochenkerne. Bezeichnung wie an voriger Figur.

mente eines Apparates der in den unteren Abtheilungen der Säugethiere eine höhere Ausbildung besass.

Bei der Verschiedenheit des histiogenetischen Verhaltens der Episternalien entsteht die Frage, ob beiderlei aufgeführte Zustände als wahre Homologa zu betrachten seien. Man kann in dieser Beziehung annehmen, dass der Episternalapparat der Reptilien aus einer Rückbildung hervorging, indem die knorpelige Anlage sich allmählich verlor, bis der ganze Skelettheil endlich nur aus secundären Knochen sich bildete. Dieser geänderten Genese würde dann auch die Lagerung auf der Sternalfläche, statt am Vorderrande, sich angepasst haben. Zu bestimmteren Aeusserungen liegen jedoch noch keine Thatsachen vor.

Das Episternum der ungeschwänzten Amphibien läuft nicht selten in eine Knorpelplatte aus, ähnlich jener des Sternums. Es ist bei Rana, Rhinoderma, Hyla u. a. beobachtet. Ueber das Episternum der Saurier vergl. Rathke (op. cit.). Für die Vögel ist der erwähnte Randapparat von Harting als Aequivalent des Episternums dargestellt worden (Natuurkundige Verhandelingen t. 3. Utrecht 1864.) Bei den Säugethieren scheint das Episternum mit seinem Mittelstück auch in Fällen vorhanden zu sein, wo mit dem Mangel der Claviculae die Seitenstücke fehlen. So ist der am Sternum von Robben weit vorspringende, aber auch anderen Raubthieren nicht fehlende Fortsatz, als ein solches Mittelstück anzusehen. Dieser Theil erhält sich durch die Verbindung mit dem Sternum, indess die bereits früher von ihm getrennten Seitentheile mit der Verkümmerung des Schlüsselbeins verloren gehen. Ueber die Verbreitung des Episternums bei Säugethieren vergleiche man meinen Aufsatz in der Jenaischen Zeitschrift I.

Kopfskelet.

§ 189.

Der vordere Theil des Axenskelets sammt Anhangsgebilden bietet bei den Leptocardiern wenig von dem hinteren Abschnitte verschiedene Verhältnisse. Die Chorda endigt in einer Bindegewebsschichte, welche das Vorderende des Rückenmarks umhüllt. Bei allen Uebrigen differenzirt sich der vordere Abschnitt und empfängt mit der Veränderung seines functionellen Werthes durch Beziehungen zu zahlreichen anderen Organen bedeutende Eigenthümlichkeiten, die den gesammten vordersten Abschnitt des Körpers als Kopf unterscheiden lassen und ihm damit eine Superiorität über den übrigen Leib zugestehen. Er steht in Beziehung zu dem Eingange des Nahrungscanals, trägt die wichtigsten Sinnesapparate und birgt in seinem Binnenraume das Vorderende des centralen Nervensystems, welches zum Gehirne entfaltet ist. Durch diese Verhältnisse wird jenem Skeletabschnitt nicht nur ein bedeutenderes Volumen, sondern auch eine sehr verschiedenartige Ausbildung einzelner, dem übrigen Axenskelete mangelnder Einrichtungen zu Theil.

Der ganze dem Kopfe der Wirbelthiere zu Grunde liegende Stützapparat wird im Allgemeinen als Kopfskelet bezeichnet. An ihm sind wieder zwei Theile unterscheidbar: 1) der Schädel und 2) das Visceralskelet.

1) Als Schädel (*Cranium*) bezeichnet man den in der mittelbaren oder unmittelbaren Fortsetzung des Rückgrates liegenden, ein Continuum bildenden Theil des Axenskelets, der mit ersterem eine Reihe von Einrichtungen theilt. Dieses findet sich nicht blos in der übereinstimmenden Textur ausgedrückt, sondern auch in den Structurverhältnissen, soweit sie besonders

auf das centrale Nervensystem und den betreffenden peripherischen Abschnitt desselben Bezug haben, angedeutet. Auch ein übereinstimmendes Verhalten zur Chorda dorsalis besteht, da letztere immer eine Strecke weit in den Basaltheil des Craniums sich fortsetzt, bald dauernd, bald nur vorübergehend. Durch die Ausbildung höherer Sinnesorgane an einem Theile jener Nerven kommt dem Cranium eine weitere Bedeutung zu, sowie es auch eben dadurch an mannichfache, durch die Sinnesorgane bedingte Verhältnisse formell sich anpasst. Zu dem vom Cranium umschlossenen, das Hirn bergenden Raume treten andere theils ein- theils angelagerte Räume für die Sinnesorgane. Ein hinterer Abschnitt umschliesst jederseits das Hörorgan und kann damit als Ohrkapsel unterschieden werden. Darauf folgt jederseits nach vorne zu eine die Augen bergende Einbuchtung (Orbita), indess am vordersten Theile Gruben oder Höhlungen zur Aufnahme des Riechorganes bestehen. Der ursprüngliche Zustand dieses Craniums ist ein knorpeliger; man bezeichnet den Schädel in diesem Zustande als »Primordialcranium.«

2. Mit dem knorpeligen Schädel verbinden sich theils direct, theils indirect mancherlei Anhangsbildungen, von denen ein den Anfang des Nahrungscanals umschliessendes Bogensystem eine den Rippen der Wirbelsäule im Allgemeinen ähnliche Einrichtung wiederholt. Diese gleichfalls ursprünglich knorpeligen Bogen bilden das Visceralskelet.

Bei einem Theile besteht das Knorpelcranium dauernd fort, bei dem andern Theile entwickeln sich auf ihm Knochentafeln, oder es werden seine Wände und Anhänge durch knöcherne Gebilde ersetzt. Der knorpelige Zustand des Schädels beschränkt sich hier nur auf frühere Entwickelungsperioden und wird allmählich durch einen knöchernen Schädel substituirt. Mit den Umwandlungen des Primordialcraniums treten zugleich Aenderungen am Visceralskelet auf, dessen vorderster Abschnitt theils direct, theils durch die aus ihm hervorgegangenen knöchernen Theile sich mit dem Schädel verbindet.

Die Verbindung des Schädels mit der Wirbelsäule, sowie die gleichen Beziehungen, welche beide zum centralen Nervensystem besitzen, endlich die Fortsetzung des Vorderendes der Chorda dorsalis in den Basaltheil des Schädels ward zum Anlasse, den letzteren als einen modificirten Abschnitt der Wirbelsäule selbst zu betrachten. Durch Goethe ist die Idee, dass dem Schädel eine Anzahl von Wirbelsegmenten zu Grunde liege, wohl zuerst klar gedacht worden, wiewohl auch Oken eine ähnliche Anschauung bereits früher (1807) geäussert hatte.

Wenn es auch nicht schwer ist, die für diese Wirbeltheorie des Schädels herbeigebrachten Begründungen verständlich zu finden, so muss dieselbe doch insofern als unerwiesen gelten, als wir keinen Zustand irgend eines Schädels kennen, in welchem derselbe aus einzelnen Wirbeln zusammengesetzt wäre. Gerade die frühesten Entwickelungsstadien des Schädels, von denen man das Vorkommen einer, wenn auch nur andeutungsweise bestehenden Abtheilung in Wirbelabschnitte, jener Theorie zufolge, erwarten müsste, zeigen den Schädel nur als Continuum. Erst mit dem Auf-

treten knöcherner Theile tritt jene Art von Gliederung ein, die mit der Gliederung des Rückgrates in Wirbel verglichen werden könnte. Es ist also ein secundärer Vorgang, der einzelne Abschnitte sondert, indess an der Wirbelsäule die Gliederung den primären knorpeligen Zustand betrifft. Man wird schon daraus verstehen, wie die Vergleichung der am Schädel auftretenden knöchernen Abschnitte mit Wirbeln oder Wirbeltheilen unhaltbar ist, und dies wird durch die Thatsache bestärkt, dass gerade in den unteren Abtheilungen der Wirbelthiere für jene Vergleichung die grössten Schwierigkeiten bestehen und erst bei Säugethieren eine Aehnlichkeit der einzelnen Abschnitte mit Wirbeln hervortritt, während man gerade bei diesen wegen der weitern Entfernung vom ursprünglichen Zustande, das Gegentheil erwarten sollte.

Die Wirbeltheorie ist aber deshalb nicht vollständig zu verwerfen, denn immerhin besteht die Möglichkeit, dass jene continuirliche Knorpelkapsel des Primordialcraniums einen erworbenen Zustand ausdrückt, dem ein anderer aus Wirbeln gebildeter vorausging. Die relativ hohe Organisationsstufe, auf welcher sämmtliche bereits mit einem differenzirten Schädel ausgestatteten Wirbelthiere stehen, macht die Voraussetzung zahlreicher niederer Stufen nothwendig, und so kann angenommen werden, dass die Segmentirung des Axenskelets ursprünglich auch auf den vordersten Abschnitt sich ausgedehnt hatte, bis an diesem allmählich eine Verschmelzung eintrat, welche zur Herstellung eines continuirlichen Skelettheiles führte. Die mit der Verknöcherung erscheinende Andeutung von Wirbelsegmenten wäre dann nicht sowohl als eine Andeutung der urpsrünglichen Trennung anzusehen, denn als eine selbständig entstandene Anpassung, die in einzelnen Fällen ihre Einrichtungen denen des übrigen Axenskelets analog erscheinen lässt. Aus ihr allein ist jedoch der Beweis für jene Zusammensetzung aus Wirbeln nicht zu führen, und so viel scheint sicher, dass, mit Ausnahme des Occipitalsegments, alle übrigen Abschnitte nicht aus Wirbeln stammen, wie sehr auch bei Säugethieren eine trügerische Aehnlichkeit mit Wirbeln besteht.

Die morphologische Beziehung des Schädels zur Wirbelsäule ist mehrfach schon lange erkannt. J. P. Frank (1792) gibt Andeutungen hierüber, hat jedoch noch die Vorstellung, dass das gesammte Schädelgerüste nur ein einziger Wirbel sei, eine Idee, die später auch in Duméril (1808) einen Vertreter fand. Von Göthe wird die Auffassung des Schädels als eines Wirbelcomplexes zum erstenmale präcise geäussert (Zur Morphologie II.). Er sagt: »Ebenso war es mit dem Begriff, dass der Schädel aus Wirbelknochen bestehe. Die drei hintersten erkannte ich bald, aber erst im Jahre 1791, als ich, aus dem Sande des dünenhaften Judenkirchhofs zu Venedig, einen zerschlagenen Schöpsenkopf aufhob, gewahrte ich augenblicklich, dass die Gesichtsknochen gleichfalls von Wirbeln abzuleiten seien, indem ich den Uebergang vom ersten Flügelbein zum Siebbein und den Muscheln ganz deutlich sah; da hatte ich denn das Ganze im Allgemeinsten beisammen.« Wenn auch diese Entdeckung erst viel später kundgegeben wurde, so wird ihr Werth durch die frühere Veröffentlichung ähnlicher Anschauungen durch Oken (Ueber die Bedeutung der Schädelknochen, Jena 1807) keineswegs geschmälert. Wie sehr übrigens, nach Göthe's Worten »diese Lehre tumultuarisch und unvollständig ins Publikum sprang«, davon gibt schon der Eingang jener Schrift genugsamen Ausdruck. Da heisst es: »Eine Blase verknochert und sie ist ein Wirbelbein. Eine Blase verlängert

sich zu einer Röhre, wird gegliedert, verknöchert: und sie ist eine Wirbelbeinsäule. Die Röhre gibt (nach Gesetzen) blinde Seitencanäle von sich, sie verknöchern und es ist ein Rumpfskelet. Dieses Skelet wiederholt sich an beiden Polen. Jeder Pol wiederholt in sich den andern; und sie sind Kopf und Becken. Das Skelet ist nur ein aufgewachsenes, verzweigtes, wiederholtes Wirbelbein; und ein Wirbelbein ist der präformirte Keim des Skelets, der ganze Mensch ist nur ein Wirbelbein«. Dieser Periode mehr intuitiver Erfassung folgten zahlreiche Untersuchungen, die eine festere Begründung der bisher mehr angedeuteten Theorie anstrebten. So von SPIX (Cephalogenesis 1815), C. G. CARUS, der eine Ausdehnung der Theorie auf die gegliederten wirbellosen Thiere versuchte (Von den Ur-Theilen des Knochen- und Schalengerüstes, Leipzig 1828). Ferner von BOJANUS (Isis 1819, 21, 22), ULRICH, MECKEL, in Frankreich von BLAINVILLE und DUGÈS. Durch OWEN hat sie in neuerer Zeit eine weitere Durchbildung erfahren (On the Archetype of the vertebrate skeleton 1848). Eine kritische Sichtung der Fundamente dieser Lehre siehe bei HUXLEY (Elem. of Comp. Anat. London 1864, Lecture XIV), dessen Werk für die Erkenntniss des Schädelbaues der Wirbelthiere als bahnbrechend vor allen hervorgehoben werden muss.

Den von HUXLEY ausgesprochenen Bedenken gegen die W i r b e l t h e o r i e des Schädels muss ich vollständig beipflichten. Ganz sicher scheint mir, dass die erst bei Säugethieren deutlicher auftretenden, als Wirbelsegmente gedeuteten Abschnitte grossentheils g a r n i c h t s mit Wirbeln zu thun haben. Dem Occipitalsegmente allein kann eine solche Beziehung bedingterweise zugestanden werden. Die Gründe für diese Negirung sind zum Theile oben angeführt. Der wichtigste ist die Thatsache des zu allen Zeiten continuirlichen Primordialcraniums. Auch dass man zum Ausbaue genannter Theorie nöthig hat, sowohl aus dem Primordialcranium hervorgehende Knochen als auch blosse Deckknochen in die Herstellung einzelner »Wirbel« eingehen zu lassen, zeugt für deren Fehlerhaftigkeit. Und jene Deckknochen (Parietalia, Frontalia etc.) sind nicht einmal solche, die in engerer Beziehung zum Primordialcranium stehen, sondern sind ursprünglich blosse Hautknochen, dem Integumente angehörig. Auch dass gerade an der Schädel-Basis, jenem den Wirbelkörpern entsprechenden Theile, die Differenzirung in Segmente in den unteren Abtheilungen am mindesten deutlich ist, gibt einen gewichtigen Gegengrund ab. Wenn wir also bei Säugethieren in der wirbelartigen Folge der Basaltheile des Occipitale und der Sphenoidalia eine auffallende Annäherung an die Verhältnisse des gegliederten Rückgrates sehen, so verwehrt uns der Mangel einer Brücke zu dem Verhalten der unteren Abtheilungen der Vertebraten, in jener Anordnung primitive Zustände zu erkennen. Jene Segmentirung am Schädel erscheint daher vielmehr als ein durch die Ossification gegebener Zustand, und dass diese zu jenen Formen führt, ist in den Wachsthumsgesetzen des Schädels zu suchen, die eine gleichartige Vergrösserung bedingen und damit eine Wiederholung von Knochenkernen sowohl in der Grundfläche als in den Seitenwandungen. Es bleibt uns also für den Schädel die Alternative der Annahme einer gänzlichen Neubildung, oder einer Neugestaltung aus Theilen, die ursprünglich Wirbel waren, aber mit jenen Abschnitten, welche die bisherige Wirbeltheorie aufstellt, nichts gemein haben. Zur Entscheidung für die eine oder die andere Auffassung kommt die Beziehung zu dem als Visceralskelet bezeichneten Bogensystem in Betracht. Wenn wir in der Wiederholung dieser Bogenbildungen den Ausdruck der dem gesammten Wirbelthierorganismus zukommenden Metamerenbildung sehen und jenen gesammten Bogenapparat als dem Schädel angehörig erkennen müssen, da an der Wirbelsäule das Vorhandensein anderer Bogen (der Rippen) eine Zuständigkeit der Wirbelsäule zum Visceralskelete ausschliesst, so ist es klar, dass die Metamerenbildung nicht auf diesen (unteren) Bogenapparat ursprünglich beschränkt sein konnte, s o n d e r n e b e n s o a u c h a n d e m s i e t r a g e n d e n A x e n s k e l e t e a u s g e s p r o c h e n s e i n m u s s t e. D i e s e n T h e i l d e s A x e n s k e l e t e s s t e l l t d e r S c h ä d e l v o r. Der Zustand des

Visceralskelets macht die Annahme eines ähnlichen Zustandes am Schädel nothwendig. Während aber die Gliederung sich am ersteren erhalten hat, ist sie an letzterem untergegangen, und die einheitliche Bildung des Primordialcraniums ist als eine Zusammenziehung zu betrachten. Diese muss paläontologisch sehr frühe zu Stande gekommen sein, da auch in der Embryonalanlage der Wirbelthiere keine Gliederung der den Urwirbelplatten entsprechenden Kopfplatten mehr stattfindet. Von um so grösserer Wichtigkeit ist die Erhaltung eines Wirbelthierorganismus (Amphioxus), an welchem jene Zusammenziehung noch nicht stattfand, und die einzelnen Segmente längs des ganzen, das Visceralskelet enthaltenden Abschnittes des Körpers gleichartig fortbestehen. Die Zusammenziehung einiger Metameren, oder sogar einer grösseren Anzahl derselben in Einen einzigen Abschnitt, ist keine isolirte Erscheinung, und die Annahme einer solchen für den vordersten Abschnitt des Axenskeletes der Wirbelthiere ist keineswegs beispiellos. Zahlreiche Beispiele bieten die Würmer und die Arthropoden dar; im Kopf der Insecten, im Cephalothorax der Spinnen und Krebse finden wir solche Zusammenziehungen von Metameren, welcher Vorgang zuweilen noch in der individuellen Entwickelungsgeschichte nachweisbar ist. Eine fernere Analogie finden wir in der Erhaltung der Anhangsgebilde. Wie am Cephalothorax der Krebse durch die an ihnen befindlichen Gliedmaassen ein Beleg für die ursprüngliche Zusammensetzung dieses Abschnittes aus einer Mehrzahl von Segmenten sich ergibt, so bezeugen die Bogen des Visceralskelets die primitive Zusammensetzung des Schädels aus einer Mehrzahl von Abschnitten, die als Wirbeläquivalente aufzufassen sind. Ist es möglich, die Zustände bis hierher bestimmter und sicher zu beurtheilen, so entstehen grössere Schwierigkeiten bei der Frage nach der Zahl jener Wirbel. Dass sie jener der Bogen des Visceralskelets gleich sein musste, erscheint mehr als wahrscheinlich, es ist geradezu ein nothwendiges Postulat. Aber gänzlich unbestimmt ist, wie gross die Zahl der Visceralbogen jener Wirbelthiere war, von denen wir z. B. die Selachier ableiten. Da bei diesen noch bis gegen zehn, theils als Visceralbogen erscheinende, theils rudimentär gewordene Stücke sich finden, so wird die Zahl der primitiven Schädelwirbel nicht unter diese gegriffen werden dürfen. Speciellere Ausführungen dieser Auffassung, die auch dem einem Kopfe entsprechenden Abschnitte bei Amphioxus eine viel grössere Ausdehnung zuweist, müssen für jetzt um so mehr unterbleiben, als die hier einschlagenden Fragen noch den Problemen der vergleichenden Anatomie angehören.

Schädel.

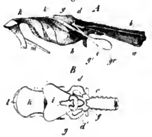
§ 190.

In dem Verhalten des Schädels ergeben sich zwei verschiedene Zustände aus den Beziehungen der Schädelkapsel zu Theilen des Visceralskelets. Die eine davon ist durch den Mangel einer Kieferbildung ausgezeichnet; in der zweiten ist ein solcher als Abschluss des Eingangs zum Nahrungscanal vorhanden. Beide Formen bestehen ohne uns bekannte Uebergänge.

Die erste Form findet sich bei den *Cyclostomen*. Die Chorda setzt sich hier in eine das Gehirn umschliessende Kapsel fort, welche im Vergleiche zu den übrigen dem Schädel zuzurechnenden Skelettheilen beträchtlich klein erscheint. Bei Petromyzon sind dieser Kapsel (Fig. 193. *d*) seitlich zwei das Gehörorgan aufnehmende Ausbuchtungen (Gehörkapseln) (*f*) angefügt, unter welchen zwei divergirende, dann bogenförmig nach vorne laufende Spangen entspringen. Diese verbinden sich vorne mit einem von der Hirnkapsel ausgehenden Fortsatze. Dem vorderen oberen Theile der letzteren sitzt eine

unpaare, bei Myxinoiden und Petromyzonten sehr verschieden gestaltete Nasenkapsel (*g*) auf, und unter dieser entspringt eine breite Knorpelplatte, welche einen complicirten, zum Theile aus unpaaren, zum Theile aus paarigen Knorpeln bestehenden, die Mundöffnung von oben her umschliessenden Apparat unter sich gelagert hat (*i. k. l. m*). Dieser bildet zugleich einen festen Rahmen des Gaumen-Schlundgewölbes; nach hinten setzt sich die Schädelkapsel in das Rückgrat fort, und bei den Petromyzonten erstreckt sich vom Basilartheile des Schädels noch ein Paar Knorpelleisten auf die Seite des Rückgrats.

Fig. 193.



Im Ganzen ist das eigentliche Cranium der Cyclostomen der wenigst voluminöse Theil des gesammten Kopfskelets, dessen hauptsächlichstes Gerüste von solchen Theilen gebildet wird, die bei den höheren Fischen nur in Spuren angetroffen werden. Die bedeutenden Differenzen, welche selbst die beiden Abtheilungen der Cyclostomen in dieser Beziehung darbieten, verweisen auf einen sehr grossen Formenreichthum, den die Cyclostomen einmal repräsentirt haben müssen. Wenn sich davon in fossilen Resten nichts erhalten hat, so ist das zum Theile aus der Beschaffenheit des Skelets erklärlich.

Bezüglich des Kopfskelets der *Myxinoiden* ist zu bemerken, dass das von der Schädelkapsel ausgehende Gerüste in seinem Haupttheile aus zwei seitlichen, von den Ohrkapseln entspringenden Balken besteht. Diese setzen sich einerseits nach hinten in das Stützwerk des Visceralskelets fort, und sind dort mehrfach getheilt und noch mit Querleisten ausgestattet, andererseits verlaufen sie nach vorne, um weit vor dem Schädelende convergirend zu verschmelzen. An diesem Vorderende sitzen ihnen noch besondere Knorpelstreifen an. Zwischen den beiden Balken erstreckt sich gleichfalls vom Cranium aus eine allmählich verbreiterte Gaumenplatte, der ein zum Theile aus Knorpelringen gebildetes »Nasenrohr« aufgelagert ist. Ausführlichere Beschreibungen siehe bei J. Müller, Vergl. Anat. d. Myxinoiden.

§ 191.

Die zweite Form des Schädels wird durch die Verbindung mit einem die Mundöffnung ventral umschliessenden paarigen Skeletapparate ausgezeichnet. Dieser ist aus einem Visceralbogen (der hiernach als Kieferbogen zu bezeichnen ist) hervorgegangen, und verbindet sich in verschiedenem Maasse mit dem Schädel, so jedoch, dass in allen Fällen ein unterer Abschnitt als Unterkiefer in freier Beweglichkeit bleibt (*Gnathostomen*).

Dieser erste vollkommen deutliche Visceralbogen ist in zwei Stücke differenzirt, welche zunächst die Mundöffnung als Kiefer umschliessen, und

Fig. 193. Schädel und Anfang der Wirbelsäule von *Petromyzon marinus*. *A* Senkrechter Längendurchschnitt. *B* Ansicht von oben. *a* Chorda dorsalis. *b* Rückgratcanal. *c* Rudimente von Bogenstücken der Wirbel. *d* Knorpeliges Schädelgewölbe. *d'* Membranöser Theil des Schädelgewölbes. *e* Basis cranii. *f* Gehörkapsel. *g* Nasenkapsel. *g'* Nasengaumengang. *gr* Blindes Ende desselben. *h* Fortsatz des knöchernen Gaumens. *i* Hintere Deckplatte des Mundes. *k* Vordere Deckplatte. *l* Lippenring. *m* Anhang desselben. — (Nach J. Müller.)

von denen das eine, obere, als **Palato-Quadratum** (Huxley) bezeichnet wird, während das zweite mit diesem articulirende untere Stück als **Unterkiefer** erscheint. Das Palato-Quadratum (Fig. 194. *o*) articulirt mit der Unterfläche des Schädels, setzt sich aber auch bei horizontaler Ausdehnung nach hinten mit dem zweiten Visceralbogen in Zusammenhang, dessen oberes Stück gleichfalls mit dem Schädel beweglich verbunden ist. Der untere Abschnitt dieses Bogens bildet das Zungenbein. Indem jenes erste Stück des zweiten Bogens häufig bedeutender sich entwickelt, gewinnt es den Anschein eines Trageapparates der beiden aus dem ersten Bogen hervorgegangenen primitiven Kiefertheile, und wird, da es bei alledem sich noch in das Zungenbein fortsetzt, als Hyomandibulare (Huxley) bezeichnet. Vor dem Kieferbogen liegen Knorpelstücke; ein Paar zusammengehöriger in Ober- und Unterlippe eingebettet (*b, c*), und ein vor diesen liegender oberer (*a*) erscheinen als Rudimente anderer Visceralbogen. Man bezeichnet sie als »Lippenknorpel«.

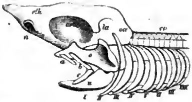
Von den Bogenreihen des Visceralskelets haben wir also einen vorderen Abschnitt in engerer Beziehung zum Schädel. Es sind nach dem Gesagten:

1) Der vordere Labialknorpel (Fig. 191. *a*), aus dem oberen Abschnitte eines ersten Visceralbogens bestehend.

2) Der hintere Labialknorpel, aus einem oberen und unteren Abschnitte zusammengesetzt (*b, c*).

3) Der Kieferbogen (*I*), wiederum aus zwei Stücken gebildet, dem oberen — Palato-Quadratum — (*o*) und dem unteren — Unterkiefer — (*u*).

Fig. 194.



4) Der Zungenbeinbogen (*II*), von dem aber nur das obere Stück, Hyomandibulare, nähere Beziehungen zum Schädel eingeht.

Während wir diese Theile des Visceralskelets mit dem Schädel zu betrachten haben, werden die übrigen Bogen (*III—VIII*) des Visceralskelets in einem folgenden Paragraphen vorgeführt.

Das geschilderte Verhalten des Schädels treffen wir bleibend bei den *Selachiern* entfaltet. Alle Theile bestehen aus Knorpel, der in der Regel eine dünne verkalkte Schichte als Ueberzug hat, aber niemals wirklich verknöchert. An dieser knorpeligen Schädelkapsel machen sich einzelne Regionen bemerkbar. Der vorderste Abschnitt bildet die Ethmoidalregion. An ihr lagert jederseits eine die Riechschleimhaut tragende Grube (Nasengruben). Zwischen denselben erstreckt sich häufig der Schädelknorpel als ein Fortsatz nach vorne. Der darauf folgende etwas schmalere Abschnitt bildet mit seinen Vertiefungen die Orbitae (*orb*), welche sowohl von oben als auch von hinten her von einem Knorpeldache überragt werden können. Endlich sehen wir den meist brei-

Fig. 194. Schädel und Visceralskelet eines *Selachiers* (Schema). *occ* Occipitalregion *la* Labyrinthwand. *orb* Augenhöhle. *eth* Ethmoidalregion. *n* Nasengrube. *a* Erster, *b, c* zweiter Lippenknorpel. *o* Oberer, *u* unterer Abschnitt des Kieferbogens *I*. *II* Zungenbeinbogen. *III—VIII* (1—6) Kiemenbogen.

testen Theil den hinteren Abschluss der Kapsel bilden. Er umschliesst seitlich das Ohrlabyrinth und geht an der hinteren Fläche continuirlich in die Hinterhauptregion über.

Sowohl Palato-Quadratum als Unterkiefer sind mit zahntragender Schleimhaut bedeckt, und ersteres bietet zuweilen (Heterodontus) eine sehr feste Verbindung mit der Schädelkapsel. Bei grosser Ausdehnung dieses Stückes lagert das häufig schwache, stäbchenförmige Hyomandibulare seinem Hinterrande an, um continuirlich in den Zungenbeinbogen überzugehen (z. B. bei Heptanchus). In anderen Fällen dagegen entfaltet sich zwischen Hyomandibulare und Zungenbeinbogen eine freiere Beweglichkeit, und dann erscheint der Zungenbeinbogen minder deutlich als die Fortsetzung des Hyomandibulare. Zugleich tritt zwischen diesem und dem Palato-Quadratum ein besonderes Knorpelstück auf, welches ebenso wie das Hyomandibulare an der Verbindung mit dem Zungenbeinbogen betheiligt ist. Aber auch in diesen Fällen (z. B. bei Acanthias) ist erkennbar, wie die den Zungenbeinbogen darstellende Reihe von Stücken sich durch das Hyomandibulare zum Schädel fortsetzt, und wie die Verbindung mit dem Kieferbogen (dem Palato-Quadratum) nur eine secundäre ist.

Von dieser Form weicht der Schädel der *Chimären* ab, dessen wesentlichste Modification in einer continuirlichen Verbindung der Palato-quadratstücke mit dem Knorpelcranium besteht. Diese Theile bieten keine Spur einer Trennung, so dass einzig das auf einem blossen Fortsatze des Craniums articulirende Unterkieferstück beweglich ist. Auch der Schädel von *Lepidosiren* bietet ähnliche Zustände, doch dürfte hier auch das Hyomandibulare mit dem Schädel vereinigt sein.

Unter den *Ganoiden* zeichnen sich vornehmlich die *Störe* durch die Fortdauer des primitiven Knorpelcraniums aus. Es verhält sich im Wesentlichen jenem der Selachier gleich, hat aber bereits Verbindungen mit knöchernen Theilen. Ein grosser Knochen hat sich auf der Basalfläche des Craniums

Fig. 195.

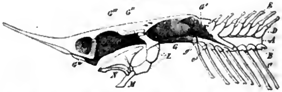


Fig. 195. Schädel und Anfang der Wirbelsäule von *Acipenser Ruthenus* nach Entfernung der Hautknochen. *A* Chordarohr mit dem Ueberzuge der skeletogenen Schichte. *B* Querfortsätze (untere Bogenstücke), welche die Rippen (*C*) tragen. *D* Obere Bogen. *E* Dornfortsätze derselben. *F* Vorderster Abschnitt der Wirbelsäule, der ein mit dem Schädel verschmolzenes Continuum bildet. *G* Parasphenoid. *G*I Fortsetzung desselben unter dem Anfange der Wirbelsäule. *g'* Ansätze der Rippen an diesen Abschnitt. *G*II Quergerichteter Fortsatz des Parasphenoid. *G*III *G*IV Vordere Verlängerung desselben Knochens. *J* Orbita. *K* Nasengrube. *L* Hyomandibulare, das obere grössere Stück wegen des theilweisen Knochenbelegs scheinbar in drei Abschnitte zerfällt. *M* Unterkieferstück. *N* Palato-Quadratum (Oberkiefer-Gaumenapparat). (Nach J. Müller.)

entwickelt, und erstreckt sich als Deckknochen weit nach hinten auf die Grundfläche des mit dem Cranium verschmolzenen Abschnittes der Wirbelsäule. Man bezeichnet ihn als **Parasphenoid** (Huxley) (Fig. 195. G G^{I} G^{II} G^{III}). Vorne wird dieser Knochen theilweise vom Schädelknorpel umwachsen, um jedoch weiter nach vorne (G^{IV}) zu Tage zu treten. Ebenso sind am Schädeldache Knochenplatten vorhanden, die im Integumente entstanden, mit den übrigen Hautknochen übereinstimmen. Sie bieten aber in ihren Hauptstücken dasselbe Verhalten wie die Knochen des Schädeldaches der Teleostier. Hautknochen treten also hier in Zusammenhang mit dem Primordialcranium, und diese Verbindung erhält sich von nun an durch alle Abtheilungen der Wirbelthiere. Auch der Kieferapparat bietet mit Erhaltung der mit jenem der Selachier übereinstimmenden Form, Ossificationen dar. Das Palato-quadratum (N) ist ganz vom Schädel abgelöst und besitzt, wie auch das Unterkieferstück (M) Knochenbelege. Ein knöcherner Ueberzug ist auch an einem Abschnitte des Hyomandibulare vorhanden, welches mit dem, im Vergleiche zu den Selachiern ansehnlicher entwickelten, zweiten Stücke einen Kieferstiel (L) vorstellt.

Bei den **übrigen** *Ganoiden* wie bei den *Teleostiern* sind die bei den Stören vorhandenen Zustände in grösserer Differenzirung zu treffen. Die Anlage des Schädels liefert ein knorpeliges Primordialcranium, an welchem knöcherne Theile in Form von Belegknochen auftreten. Die Knochen des Schädeldaches und des grössten Theils der Basalfläche verbleiben stets in diesen Beziehungen, wogegen die an den Seitentheilen sich allmählich an die Stelle des Knorpels setzen. Bei vielen Teleostiern erhalten sich ansehnliche Reste des Primordialcraniums, bald am Schädeldache (z. B. bei Salmonen, Esox u. a.), bald, und dies ist der häufigere Fall, nur in der Ethmoidalregion. Auch zwischen den ossificirten Theilen des Primordialcraniums bleiben häufig ansehnliche Knorpelmassen fortbestehen.

Fig. 196.

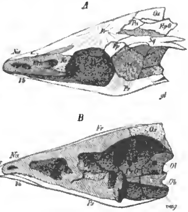


Fig. 196. Schädel von *Salmo Salar*. *A* Seitliche Ansicht. *B* Senkrechter Medianschnitt. Die knorpeligen Theile des Primordialcraniums sind schraffirt, die aus dem Primordialcranium entstandenen Knochen punctirt dargestellt. Die Belegknochen sind ohne besondere Auszeichnung. *Ob* Occipitale basilare. *Ol* Occ. laterale. *Os* Occ. superius. *Sq* Squamosum. *EpO* Epioticum. *PrO* Prooticum. *Sb* Sphenoidale basilare. *Als* Alisphenoid. *OrS* Orbitosphenoid. *Fa* Frontale anterius. *Fp* Frontale posterius. *Fr* Frontale. *Na* Nasale. *Ps* Parasphenoid. *Vo* Vomer. *Px* Praemaxillare. *gl* Gelenkfläche für das Hyomandibulare. *Eth* Ethmoidalknorpel. *vag* Austrittsöffnung des Nervus vagus.

Bezüglich der einzelnen als Knochenstücke erscheinenden Theile, zerlegen wir uns das Primordialcranium in die bereits oben unterschiedenen Regionen. Die Occipitalregion wird aus vier Knochenstücken zusammengesetzt. In unmittelbarer Fortsetzung der Wirbelkörper findet sich das Occipitale basilare (Fig. 196. *Ob*). Es besitzt eine mit Chorda gefüllte hintere Concavität, die der vorderen Concavität des ersten Wirbelkörpers entspricht. Nicht selten bestehen sogar Nahtverbindungen mit diesem Wirbel. Seitlich schliessen sich hieran die Occipitalia lateralia (*Ol*), welche immer den grössten Theil des Hinterhauptloches umgrenzen, und es häufig nicht blos oben, sondern auch unten abschliessen, so dass das Occipitale basilare von der Umgrenzung verdrängt wird (z. B. bei Cyprinus). Von oben her fügt sich zwischen die Occipitalia lateralia das Occipitale superius (*Os*), ein Stück, das sich nach vorne zu zwischen die Deckknochen des Schädels fortsetzt, und meist durch eine ansehnliche senkrechtstehende Leiste ausgezeichnet ist. Die letztere schliesst sich an die Reihe der Dornfortsätze der Wirbelsäule.

Der folgende Abschnitt ist aus den Ohrkapseln entstanden. Die ihn zusammensetzenden Knochen bergen somit, wenn auch keineswegs ausschliesslich, das Hörorgan (Labyrinth), und entstehen als Ossificationen des, Theile der halbkreisförmigen Canäle umschliessenden, Primordialcraniums. Diesen Beziehungen gemäss unterscheidet man drei Stücke als: Pro-oticum, Opisthoticum und Epioticum (Huxley). Das Opisthoticum folgt unmittelbar auf die Occipitalia lateralia nach vorne. Häufig ist es klein (Esox) oder fehlt sogar, zuweilen ist es ein sehr ansehnlicher Theil des Schädels z. B. bei den Gadiden (Fig. 197. 6). An seinem oberen hinteren Theile trifft es mit dem Epioticum (7) zusammen, welches oben an die Occipitalia lateralia angeschlossen, auch als Occipitale externum (Cuvier) bezeichnet ward. Das den vorderen halbkreisförmigen Canal umschliessende Pro-oticum enthält die Durchtrittsstelle für den dritten Ast des Nervus trigeminus, oder begrenzt sie doch von hinten her. Es reicht bis zu dem Basaltheile des Schädels und kann sich da auch mit dem anderseitigen innerhalb der Schädelhöhle verbinden. Zu diesen drei Theilen kommt endlich noch ein vierter, der als äusseres Belegstück des Primordialcraniums auftritt, aber allmählich mit dem letzteren sich inniger verbindet. Er liegt über dem Opisthoticum und bildet meist einen nach hinten und seitlich ausgezogenen Fortsatz. Wir bezeichnen dieses Stück, welches an der Verbindungsstelle mit dem Hyomandibulare betheiligt ist, als Squamosum (Fig. 196. *A. Sq.* Fig. 197. 6').

Fig. 197.



Wie schon an diesen eine Schläfenregion des Schädels darstellenden Kno-

Fig. 197. Hinterer Abschnitt eines Craniums von *Gadus* (seitliche Ansicht). 1 Occipitale basilare. 2 Occ. laterale. 3 Occ. superius. 5 Parasphenoid. 6 Opisthoticum. 6' Squamosum. 7 Epioticum. 13 Prooticum. 12 Postfrontale. 11 Frontale. *c* Einlenkestelle für das Hyomandibulare.

chen durch grössere oder geringere Ausdehnung bedeutende Verschiedenheiten gegeben sind, so werden an dem weiter nach vorne folgenden Theile noch beträchtliche Differenzirungen bemerkbar, die mit dem Ausdehnungsgrad der Schädelhöhle in Zusammenhang stehen. Erstreckt sich nämlich der Raum der Schädelhöhle weiter nach vorne, so bestehen die Wandungen des Primordialcraniums mit den darin gebildeten Knochentheilen vollständiger, als wenn ein kürzerer Abschluss jenes Raumes eine Verkümmerung seiner Wandungen und eine theilweise Substitution derselben durch membranöse Gebilde hervorruft. Durch letzteren Umstand können in der ganzen Orbitalregion die Seitenwände des Craniums reducirt sein, an den Seiten der Schädelhöhle gelagerte Theile kommen vor dieselbe zu liegen, und zwischen den Orbiten finden sich entweder nur die unmittelbar mit einander verbundenen früher paarigen Wandstücke des Craniums, die jetzt die Schädelhöhle von vorne schliessen, oder es sind häutige Interorbitaltheile an die Stelle der knorpeligen getreten.

Als Ossificationen dieses Abschnittes erscheinen seitliche Theile, und zwar ein hinteres und ein vorderes Paar. Das hintere Paar bildet das Ali-Sphenoid (Sphenoidale laterale posterius), das vordere das Orbito-Sphenoid (Sphen. later. anter.). Bei Ganoiden (Amia) erscheinen sie von einander getrennt. Auch bei manchen Teleostiern bleibt dieses Verhalten, bei Anderen treten die beiderseitigen Stücke unter einander am Boden der Schädelhöhle zusammen, und diese Vereinigung, die am häufigsten am Orbitosphenoid auftritt, führt zu einer Verschmelzung, so dass die beiden Orbitosphenoidea dann nur durch einen medianen Knochen dargestellt werden. Endlich können sie bei noch weiterer Rückbildung des Craniums auch durch häutige Theile vertreten sein. An der Basis dieses Abschnittes erscheint zuweilen ein aus dem Knorpel des Primordialcraniums hervorgegangenes Basisphenoid als ein meist unansehnlicher Knochen, der oben in zwei kurze Schenkel ausläuft und damit das Alisphenoid erreicht. Nicht selten ist von diesem Stücke gar nichts nachweisbar, oder es erscheint nur durch Knorpel vertreten. Sein Vorkommen scheint an eine von der Orbitalhöhle aus in die Knochen der Schädelbasis sich ziehende Vertiefung geknüpft, die den sogenannten Augenmuskelcanal vorstellt. An der Grundfläche erstreckt sich längs des Primordialcraniums das mächtige Parasphenoid (Fig. 196. *Ps*, 197. 5), welches hinten mit dem Basioccipitale durch Naht sich verbindet.

Am Dache dieses Abschnittes erhält sich das Primordialcranium [nur selten ,vollständig; in der Regel bietet es eine ansehnliche Lücke dar, die dann von den bereits beim Stör als Deckknochen des Knorpelcraniums aufgetretenen Platten überlagert werden. Hier treten zunächst der Hinterhauptregion zwei Parietalia (Fig. 198. 7) auf, die zuweilen durch einen vordern

Fig. 198.



Fig. 198. Schädel eines *Gadus* von oben. 3 Occipitale superius. 4 Epioticum. 6 Squamosum. 7 Parietale. 11 Frontale medium. 12 Frontale posterius. 14 Ethmoidale laterale. 16 Ethmoidale medium.

Fortsatz des Occip. superius (3) von einander getrennt sind. Sie erscheinen als Belegstücke des Primordialcraniums, ebenso wie das daran sich anschliessende Paar der Frontalia, welches häufig durch ein einziges Stück (Frontale principale CUVIER) (11) vertreten ist. Seitlich davon erstreckt sich das Postfrontale (12) bis zum Squamosum, und betheiligt sich an der Gelenkverbindung mit dem Kieferstiel. — In der Ethmoidalregion des Primordialcraniums geht ein mittleres Stück und zwei ihm seitlich angeschlossene Stücke hervor, die wir als Ethmoidalia bezeichnen, und in ein medium (Nasale, AGASSIZ, OWEN) und lateralia unterscheiden. Die letzteren (Frontalia anteriora CUVIER) werden meist vom Riechnerven durchbohrt, und bilden die Unterlage der Nasenkapseln. Sehr häufig erhält sich das Mittelstück der Ethmoidalia knorpelig. Als Belegstück der Grundfläche der Ethmoidalregion erscheint das Vomer (Fig. 196. vo), es verbindet sich nach hinten mit dem Parasphenoid. Selten ist es paarig vorhanden (Lepidosteus).

Als ein Vorläufer festerer Skeletbildungen kann der pflasterartige Ueberzug von Kalkplättchen angesehen werden, der gewisse Theile des Knorpelskeletes der Selachier überkleidet, auch an Theilen des Kopfskeletes, z. B. den Kieferstücken, reich entwickelt ist. Die Plättchen werden durch umschriebene Knorpelpartien gebildet, die in einer bestimmten, mit dem Alter zunehmenden Dicke verkalkt sind.

Für die Beurtheilung des knöchernen Schädels ist die Thatsache von grossem Belange, dass derselbe ursprünglich ein knorpeliges Continuum bildet. Die am Primordialcranium auftretenden Knochen sind daher nicht in dem Sinne individuelle Bildungen, wie andere Skelettheile, z. B. die Knochen der Extremitäten es sind, welche bereits in der Knorpelanlage völlig discret erscheinen. Die eigentlichen Schädelknochen, d. h. die aus dem Primordialcranium hervorgehenden, stellen daher mit Beziehung auf den ganzen Schädel nur Ossificationscentren dar, von denen aus die Bildung des knöchernen Schädels allmählich beginnt. Sie verhalten sich so wie die einzelnen Knochenkerne eines anderen Skeletstückes. Die Verbindungsstellen der Schädelknochen enthalten die Knorpelreste des Primordialcraniums, sie stellen sich damit in Eine Reihe mit den Knorpelresten zwischen Diaphyse und der Epiphysen eines Extremitätenknochens. Von diesen Knorpelresten aus geht das Wachsthum der Schädelkapsel. Dieses Verhalten muss besonders bei der Würdigung der zahlreichen Modificationen in Betracht gezogen werden, wo die Rückbildung eines Stückes von der Ausdehnung eines andern begleitet ist, welche das erstere schliesslich ersetzen kann.

Ein zweiter wichtiger Punct betrifft den Eintritt von wahren Hautknochen in die Zusammensetzung des knöchernen Schädels. Es kann kein Zweifel sein, dass die Deckknochen des Störcraniums solche Hautknochen sind. Sie unterscheiden sich von denen anderer Integumentsstellen an sich in nichts, nur durch die Lagerung (auf Knorpel) wird ihnen eine Eigenthümlichkeit, woraus jedoch für ihre Natur kein Grund zur Scheidung von den übrigen Hautknochen genommen werden kann. Auch bei den anderen Ganoiden, selbst noch bei Teleostiern, sind sie in demselben Falle. Doch entwickeln sie sich bei Vielen der letzteren in einer tieferen Cutisschichte, so dass sie selbst noch einen Ueberzug von Haut besitzen, und bei Andern endlich finden wir sie unter dem Integument, so dass über ihnen sogar Schuppenbildung vorkommen kann. In allen Fällen liegen sie dem Knorpelcranium auf, wo dasselbe fortbesteht. Die Verschiedenheit hängt also mit einer verschiedenen Mächtigkeit der Integumentschichte zusammen, und äussert sich bei einer Zunahme der letzteren mit einer Entwickelung der Knochenplatten in einer tieferen Lage. Von dem gesammten Hautskelete jener Fische erhalten sich also fast ausschliesslich die das Cranium bedeckenden, indem sie Beziehungen zum unterliegenden

Knorpel erworben, demselben sich anpassen und auch dann noch fortbestehen, wenn die ursprünglichen Beziehungen derart geändert sind, dass einmal das Integument sie selbst überzieht, und dass zweitens das Dach des Knorpelcraniums schwindet, und diese Hautknochen die Schädelhöhle direct decken lässt. Mit dieser Auffassung von einem Uebergange von wahren Hautknochen ins innere Skelet löst sich zugleich eine vor mehreren Decennien schwebende Streitfrage, und es wird der einen Auffassung mit Beziehung auf den Ursprung der fraglichen Skelettheile, der anderen aber mit Beziehung auf die später erworbenen Zustände derselben Recht gegeben werden müssen.

Dieses Verhalten eines Theiles der Schädelknochen führt zu einer Erscheinung, die man an den andern Knochen wahrnehmen kann. Nämlich auch die anscheinend aus dem Primordialcranium entstehenden Knochenstücke entstehen nicht sofort durch Verknöcherung des Knorpels, sondern bilden sich auf dem Knorpel durch Ossification einer perichondralen Gewebsschichte. Für eine grosse Anzahl der bezüglichen Skelettheile ist dies bestimmt nachzuweisen, für andere ist es wenigstens noch unbestimmt. Dieser Ossificationsmodus gilt für die Occipitalia lateralia, für das occipitale superius, für die Knochen der Ohrkapsel, die Ethmoidalia u. a. Erst nachdem der Knorpel einen, wenn auch nur theilweisen, knöchernen Ueberzug erhielt, beginnt die Zerstörung des Knorpels und die Substitution durch Knochengewebe oder die sogenannte Verknöcherung des Knorpels. Dieser Vorgang scheint von der Bedingung abhängig, dass der bezügliche Knorpelabschnitt von einer Knochenlamelle umwachsen wird. Somit werden jene Abschnitte des Craniums, welche Durchtrittsstellen für Nerven etc. besitzen, für jene Texturveränderung die günstigsten Verhältnisse darbieten. Damit kann vielleicht das Verhalten der Schädeldachknochen in Verbindung gebracht werden, indem sie das knorpelige Schädeldach, soweit es erhalten bleibt, intact lassen, und es niemals in den Bereich der Verknöcherung ziehen. Der erwähnte Vorgang, dass anfänglich nur aus »Belegknochen« bestehende Schädeltheile erst später den von ihnen umwachsenen Knorpel ossificiren lassen, verwischt zugleich die bisher angenommene Verschiedenheit zwischen sogenannten **primären** (aus Knorpelossification entstehenden) und **secundären** (in Bindegewebe gebildeten) Skelettheilen. Fast alle sogenannten primären Knochen entstehen als secundäre. Diese Bezeichnungen drücken also keine fundamentalen Verschiedenheiten aus, sondern nur bestimmte Zustände, die sich besser als Entwickelungsphasen betrachten lassen. (Vergl. meine Bemerkungen über primäre und secundäre Knochenbildung in der Jen. Zeitschr. Bd. III. S. 54).

Das bei den Selachiern vorhandene Primordialcranium erhält sich schon bei den Ganoiden nicht mehr vollständig, indem bei diesen bereits Theile des Ohrlabyrinths in die Schädelhöhle zu liegen kommen. Bei Polypterus ist auch das Dach des Primordialcraniums unvollständig. Bei den Teleostiern nimmt dieses Verhalten noch zu, so dass nur noch einzelne Strecken der halbkreisförmigen Canäle von den bezüglichen ossificirten Theilen des Primordialschädels umschlossen werden. Dieses Verhältniss bleibt bei allen Teleostiern, wo mit den bereits oben erwähnten Lücken des Daches neue Rückbildungen hinzutreten.

Die **Verbindung des Schädels mit der Wirbelsäule** kommt auf verschiedene Art zu Stande. Bei Rochen und Chimären besteht eine Articulation mittelst eines am Schädel angebrachten Gelenkkopfes. Eine Verwachsung des ersten Wirbelkörpers mit dem Occipitale basilare kommt nicht nur bei den Ganoidei holostei, sondern auch bei manchen Physostomen vor. Diese Verbindungsweise kann sich sogar über eine grössere Anzahl von Wirbeln ausdehnen.

Der **Schädelbau der Dipnoi** stellt sich in mancher Beziehung ausserhalb der Reihe, die wir von den Selachiern durch die Ganoiden zu den Teleostiern verfolgen können. Am nächsten steht er dem Schädel der Chimären. In die knorpelige Basis setzt

sich die Chorda fort. Von der Seite des Craniums erstreckt sich ein dreieckiger Fortsatz abwärts, auf welchem der Unterkiefer articulirt. Ausser zwei seitlichen Knochen der Hinterhauptregion, vor welcher die knorpelige Ohrkapsel liegt, treten keine durch Ossificationen des Primordialcraniums gebildete Stücke in die Wandung der Schädelhöhle ein Dagegen bildet ein grosser Belegknochen des Schädeldaches mit einem vor der Ohrkapsel abwärts reichenden Fortsatz einen Theil der seitlichen Umgrenzung des Cavum cranii, wie er auch den oberen Abschluss der Schädelhöhle auf einer grossen Strecke bildet. Ein ansehnliches Parasphenoid schickt gleichfalls einen Fortsatz zur Seitenwand des Schädels. Die Ethmoidalregion besitzt Deckknochen in den Nasenbeinen. Hinter diesen heftet sich ein platter, über das Schädeldach nach hinten gerichteter Knochen an. An dem Unterkiefer und Zungenbein tragenden seitlichen Fortsatz der Schädelkapsel finden sich gleichfalls Verknöcherungen. Aeusserlich erstreckt sich ein Knochen von der Ohrkapsel aus bis zur Einlenkestelle des Unterkiefers nach vorne und abwärts, und am Vordertheil ist eine Knochenplatte in der Gaumenregion ausgebreitet. Sie entspricht einem Pterygo-Palatinum. (S. Huxley, Elements).

Besondere, in ihrem morphologischen Werthe noch nicht sicher ermittelte Stücke bilden die Nasenknorpel der Selachier und Chimären. Zuweilen erscheinen sie wie Differenzirungen der knorpeligen Nasenkapsel, und damit als Theile des Primordialcraniums. In anderen, und zwar den meisten Fällen, besitzen sie grössere Selbständigkeit. Sehr mächtig sind sie bei einigen Rochen (Myliobates, Rhinoptera).

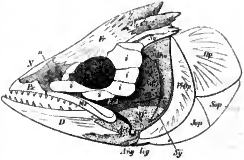
§ 192.

Der Kieferapparat der Selachier erhält sich bei den *Ganoiden* (mit Ausschluss der Störe und *Teleostiern* nur theilweise, indem an seine Stelle knöcherne Gebilde treten. Auch entsteht dadurch eine neue Complication, dass das obere Stück des primitiven Zungenbeinbogens mit den aus dem Palato-Quadratknorpel hervorgegangenen Knochen in engere Verbindung tritt. Daraus bildet sich, wie bereits bei den Stören (Fig. 195. *L*) angebahnt, ein besonderer Tragapparat der Stücke des primitiven Kieferbogens, der sogenannte »Kieferstiel.« Ungeachtet dieser Veränderungen lassen sich die ursprünglichen Verhältnisse aus der embryonalen Beschaffenheit leicht erkennen, und aus den Einrichtungen der Selachier ableiten, so dass wir auch hier die dort unterschiedenen Theile zum Ausgange nehmen können. Es wird also auch hier das Palato-Quadratum als ein die Orbita unten bogenförmig umschliessendes, vorne an das Cranium befestigtes Stück, mit dem Unterkieferstück als Differenzirung eines ersten Visceralbogens (Kieferbogen), endlich das mit dem hinteren Ende des Palato-Quadratum verbundene obere Ende des zweiten Visceralbogens zu unterscheiden sein. Da das zuletzt genannte Stück engere Verbindungen mit dem Palato-Quadratum einging, so sind in demselben Maasse seine primitiven Beziehungen modificirt: es ist überwiegend Verbindungsstück des Palato-Quadratum mit dem Schädel geworden, obgleich es nach wie vor den Zungenbeinbogen trägt. Als eine nicht unwesentliche Differenz im Vergleiche zu den Selachiern ist das Getrenntbleiben der vordern Enden der beiderseitigen Palato-Quadrata anzuführen. Während sie dort — und auch noch bei den Stören — durch Ligament verbunden, aneinander stiessen, sind sie bei den übrigen Ganoiden und den Teleostiern gleich von vornherein der Seite des Primordialcraniums angelagert, und werden durch

die Ethmoidalregion von einander getrennt. Letztere tritt somit in die obere Umgrenzung der Mundhöhle ein.

Das Hyomandibulare (Temporale Cuvier, Quadratum Hallmann) (Fig. 199. *Hm*) bildet fast stets einen ansehnlichen Knochen, der mit der Seite des Craniums articulirt. Diese Articulationsstelle (Fig. 196. *A. gl*) ist weiter aufwärts gerückt, und liegt nicht mehr, wie bei den Selachiern, nahe an der Schädelbasis. Ein von ihm abgegliedertes Stück, das bei den Selachiern bereits vorhanden, bei Stören ziemlich ansehnlich ist, bildet das Symplecticum (Cuvier). An der Verbindungsstelle beider inserirt sich der Zungenbeinbogen. Da dieser bei den Stören dem Symplecticum ansitzt, wird letzteres noch dem zweiten Visceralbogen zugerechnet, und als eine Abgliederung des obersten Stückes desselben angesehen werden dürfen.

Fig. 199.



Das Symplecticum (*Sy*) schiebt sich als ein meist dünner Knochen an die Innenfläche des hinteren Endes des Palato-Quadratknorpels. Aus letzterem geht das Quadratum (*Q*) (Jugale Cuvier, Quadratojugale Hallmann) hervor, welches das Unterkiefergelenk trägt. An das Quadratum fügt sich nach vorne das im Winkel gebogene Ektopterygoid (*Ept*) und zwischen diesem und dem Hyomandibulare und Quadratum findet sich ein platter, meist viereckiger Knochen, den Cuvier als tympanicum bezeichnet hatte, als Metapterygoid (*Mt*). Vor dem Ektopterygoid, und zwar in medianer Lagerung findet sich ein dritter, das Entopterygoid, und aus dem vordersten Ende des Palato-Quadratknorpels geht endlich das Palatinum hervor, welches dem Schädel meist beweglich sich verbindet.

Vor dem Palatinum finden sich noch zwei nicht durch Knorpel vertreten gewesene Stücke, von denen das hintere meist mit dem Palatinum verbundene Maxillare (Fig. 199. *Mx*), das vordere Praemaxillare (*Px*) benannt ist. Sie erscheinen als neue Theile, die von nun an eine wichtige Rolle spielen. Ihre Beständigkeit lässt die Frage entstehen, ob ihre Existenz

Fig. 199. Seitliche Ansicht des Kopfskelets von *Salmo salar*. (Vergl. Fig. 196. *A.*) *Fr* Frontale. *N* Nasale. *n* Nasengrube. *Pa* Parietale. *Sq* Squamosum. *i i i i* Infraorbitalknochenring. *Hm* Hyomandibulare. *Sy* Symplecticum (dieser Knochen ist als von aussen sichtbar dargestellt). *Mt* Metapterygoid. *Ept* Ektopterygoid. *Q* Quadratum. *Mx* Maxillare. *Px* Praemaxillare. *Art* Articulare. *Ang* Angulare. *D* Dentale. *Op* Operculum. *PrOp* Praeoperculum. *Sop* Suboperculum. *Jop* Interoperculum. *lig* Band vom Interoperculum zum Angulare des Unterkiefers

nicht tiefer, vielleicht schon bei den Selachiern, begründet ist, ob sie nicht als Belegstücke der bei jenen vorhandenen Lippenknorpel (der oberen Theile derselben) hervorgehen, und sich fort erhalten haben, nachdem die knorpelige Unterlage sich längst nicht mehr entwickelte. Wir können diese Auffassung näher begründen (s. Anmerk.) In Umfang und Verbindungsweise verhalten sich diese beiden Kieferknochen sehr verschieden. Bald sind sie selbständig beweglich, sogar vorstreckbar, bald schmiegen sie sich fester dem Schädel an. Das letztere gilt besonders für das Praemaxillare, welches häufig der vordersten Ethmoidalregion fester verbunden ist. Sie begrenzen beide die Mundöffnung, doch kann bei längerer Gestaltung des Praemaxillare der Oberkieferknochen davon ausgeschlossen werden, sowie auch wieder die Verkümmerung des Zwischenkiefers dem Oberkiefer einen überwiegenden Antheil an jener Beziehung verleiht, wie solches z. B. bei den Aalen der Fall ist, deren rudimentäre Zwischenkiefer sich sowohl unter sich als mit anderen Knochen (dem Vomer oder den Nasalia) verbinden.

Der **Unterkiefer** erhält die knorpelige Anlage am vollständigsten. An ihm entsteht ein vorderes, den Knorpel von aussen her scheidenartig umfassendes Stück, welches als **Dentale** (*D*) bezeichnet wird. Aus dem Gelenktheil des Knorpels bildet sich das **Articulare** (*Art*) und unter diesem bleibt ein Theil des Knorpels erhalten, der auch selbständig ossificiren kann und das **Angulare** (*Ang*) vorstellt. An der Innenfläche des so zusammengesetzten knöchernen Unterkiefers entsteht als Belegstück des Knorpels zuweilen noch ein besonderer Knochen, den CUVIER als **Operculare** bezeichnet hat.

Von den Skelettheilen, welche in Zusammenhang mit dem Kieferapparate stehen, ohne in diesem stets mit angelegt zu sein, nimmt das bei Ganoiden und Teleostiern entwickelte Skelet des **Kiemendeckels** eine hervorragende Stelle ein. Bei den Selachiern finden sich an Stelle dieses knöchernen Skelets knorpelige, zuweilen verzweigte Stücke, die sowohl dem Hyomandibulare als dem davon ausgehenden Zungenbeinbogen ansitzen. Die Gleichartigkeit der Vertheilung an beiden Abschnitten gibt für die Zusammengehörigkeit beider einen Beweis ab. Von diesen Gebilden sind bei den Teleostiern die dem Hyomandibulare zukommenden verschwunden, dagegen treffen wir dort jene knöchernen Theile, so dass die Annahme, letztere möchten als Belegknochen entstehen, nicht abzuweisen ist. Diese knorpeligen Strahlen können somit als die Vorläufer von knöchernen Bildungen gelten. Diese **Opercularknochen** entstehen in der vom Zungenbeinbogen über die dahinterliegenden Kiemenspalten sich erstreckenden Membran. Bei Spatularia ist ein dünner unansehnlicher Knochen an dem oberen Knorpel des Kieferstiels befestigt, und bei Acipenser erscheint derselbe Knochen in mächtiger Volumsentfaltung. Es ist das **Operculum** (Fig. 199. *Op*) der übrigen Ganoiden und der Teleostier, bei denen noch andere Theile hinzukommen.

An dem Verbindungsknorpel zwischen Hyomandibulare und Symplecticum nimmt ein zweiter Knochen seine Entstehung, das **Praeoperculum** (*Pr Op*). Häufig verbindet es sich inniger mit den genannten Theilen

des Kieferstiels (z. B. bei Welsen) und dehnt sich längs desselben aus. Nach hinten vom Praeoperculum folgt das Suboperculum (*Sop*) unter dem meist grossen Operculum gelagert, dann als unterstes Stück das Interoperculum (*Jop*), meist durch ein Band mit dem Unterkiefer in Zusammenhang.

Als accessorische Knochen, die nur auf die Fische beschränkt sind und nicht als typische Bestandtheile des Wirbelthierschädels sich darstellen, treten mannichfache aus Theilen des Hautskelets gebildete Stücke auf. Von diesen sind die *Infraorbitalia* die ansehnlichsten (vergl. Fig. 199. *iiii*). Sie bilden eine den unteren Orbitalrand bogenförmig umziehende Reihe, in der das hinterste Stück an das Postfrontale, das vorderste an das Ethmoidale laterale sich anschliesst. Eine ansehnliche Grösse erreichen sie bei den Cataphracten (Trigla), wo sie zugleich mit dem Praeoperculum innig verbunden sind. Sie bedecken den Oberkiefergaumenapparat, und die von ihnen zusammengesetzte Platte wird mit dem Kieferstiel bewegt.

Auch die als *Nasalia* der Fische bezeichneten, nahe am Rande der Nasengrube liegenden Stücke gehören wohl wegen ihrer Unbeständigkeit hierher, und ebenso noch unbeständigere Stücke, die als Modificationen von Schuppen mit dem sogenannten Schleimcanalsysteme in Verbindung stehen. In diesen Beziehungen erscheinen auch häufig die Infraorbitalstücke wie die anderen Hautknochen des Kopfskelets.

Durch relative Verschiedenheit in der Verbindung und Ausdehnung der einzelnen Theile des Kopfskelets gehen zahlreiche Modificationen hervor, wodurch die allgemeine Formerscheinung dieses Knochencomplexes ausserordentlich wechselvoll sich darstellt. Am meisten trifft dies die oberflächlich gelagerten, aus den beiden ersten Bogen gebildeten Abschnitte des Visceralskeletes mit ihren Anhangsgebilden. Ausnehmende Verlängerungen der Kiefertheile (z. B. bei Xiphias, Belone), oder auch bedeutende Vorstreckbarkeit der Kiefer, und damit röhrenförmige Verlängerung des Mundes (z. B. bei Fistularia) gehören hieher.

Die oben erwähnte, schon von Cuvier vertretene Auffassung des Maxillare und Praemaxillare als aus den Lippenknorpeln der *Selachier* hervorgegangener Stücke, stützt sich ausser den Lagerungsverhältnissen auch auf die Verbindung. Der zweite, mit zwei Schenkeln den Mundwinkel umschliessende Lippenknorpel ist mit seinem Unterkieferstücke stets durch ein Band an den Unterkiefer selbst angeheftet (z. B. Squatina). Von diesem zweiten Knorpel würde das obere Stück dem Maxillare entsprechen, und dieses findet sich bei allen jenen Teleostiern, bei denen es nicht rudimentär geworden, gleichfalls durch ein Ligament mit dem Unterkiefer in Verbindung. Dieses sehr ansehnliche Band repräsentirt den unteren Knorpel, der hier seine Textur aufgegeben hat. Auch in dem häufigen Vorkommen eines Knorpelrudiments unter dem Praemaxillare ist eine fernere Begründung jener Auffassung zu entnehmen, wobei natürlich die Veränderungen mit in Betracht zu ziehen sind, welche aus dem geänderten functionellen Werthe jener Kieferstücke entspringen und in den Beziehungen zur Muskulatur sowie zum übrigen Schädel sich aussprechen.

Ueber das mannichfache Detail des Kopfskelets der Fische siehe die bezüglichen Monographien, vorzüglich die Schriften von Cuvier, Agassiz, J. Müller und Stannius (Zootomie der Fische).

Eine besondere Eigenthümlichkeit spricht sich in der Assymetrie des Schädels bei den *Pleuronectiden* aus. Sie ist bedingt durch eine Lageveränderung des einen Auges, welches, anfänglich mit dem der andern Seite symetrisch gelagert, allmählich auf die

andere Seite wandert, so dass endlich beide auf der beim Schwimmen aufwärts gerichteten Körperseite sich vorfinden. (Vergl. über diese von einer gänzlichen Verschiebung zahlreicher Skelettheile begleitete Erscheinung J. J. Steenstrup, Oversigt over de k. D Vidensk. Selskabs Forhandl. 1863). Traquair, Transact. Linn. Soc. XXV, n. S. 263.

§ 193.

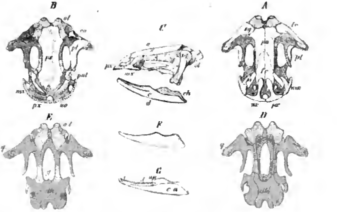
Der Schädelbau der *Amphibien* schliesst sich in vielen Stücken an jenen der Fische an. Das Primordialcranium ist bedeutend entwickelt und persistirt zum grossen Theile unverändert und von Deckknochen überlagert. Doch verliert es als Schädelkapsel sehr häufig seine Decke, oder diese und auch noch den Boden, indem oben und unten Lücken im Knorpel entstehen.

Mit dem Primordialcranium in unmittelbarer Verbindung steht das Palato-Quadratum, welches sich hinten an die Ohrkapsel des Schädels anfügt, und nach vorne, die Orbiten im Bogen umziehend, entweder frei ausläuft (z. B. bei Urodelen), oder in der Ethmoidalregion sich dem Cranium verbindet. Hinten und seitlich trägt dieser Theil den Unterkiefer und bildet dadurch den Unterkieferstiel. In dieses Verhältniss geht somit nichts vom zweiten Visceralbogen ein, und die bei den Fischen bestandene Beziehung des obersten Abschnittes dieses Bogens als Hyomandibulare und Symplecticum ist verschwunden. Wenn wir beachten, dass dieser Zustand erst von den Selachiern an bei Ganoiden und Teleostiern sich bildete, und dass bei vielen Selachiern jener Abschnitt des zweiten Visceralbogens an den hintern Enden der beiden Kieferstücke (speciell am Palato-Quadratum) vorüberzog, so werden wir dort die Anknüpfungspuncte zu suchen haben. Denken wir uns jenes Oberkieferstück der Selachier mit dem Schädel verschmolzen, hinten wie auch vorne, so kann man daraus das Kopfskelet der Amphibien ableiten. Aber dennoch besteht die Verschiedenheit, dass die Palato-Quadrata keine mediane Verbindung besitzen, sondern vorne, eben durch den Ethmoidalabschnitt des Craniums von einander getrennt bleiben. Es liegt darin ein Verhalten vor, das bereits bei Ganoiden und Teleostiern zum Ausdruck gekommen ist. Durch die Verbindung mit dem Palato-Quadratum werden dem Primordialcranium neue Theile hinzugefügt, es entspricht somit nicht mehr jenem der Fische (die Chimären und Lepidosiren ausgenommen), und ist bereits von Dugès als »Craniofacialknorpel« unterschieden worden.

Aus dem Primordialcranium geht ähnlich wie bei Lepidosiren nur eine geringe Anzahl von Knochen hervor. In der Hinterhauptsregion bestehen nur Occipitalia lateralia (Fig. 200. *ol*), welche das Hinterhauptsloch bis auf einen schmalen oberen und unteren medianen Knorpelstreif umschliessen. Jedes von ihnen bildet einen Condylus occipitalis zur Gelenkverbindung mit der Wirbelsäule. Die folgende Region der Gehörkapsel bildet bedeutende seitliche Vorsprünge, welchen noch weiter nach aussen der hintere Abschnitt des Palato-Quadratum angefügt ist. Der vordere Theil dieses Abschnittes besitzt eine Ossification, die dem Pro-oticum der Fische entspricht. Sie birgt nur den vordern Theil des Labyrinthes, dessen hinterer Abschnitt vom Occipitale laterale umschlossen wird. Zuweilen finden sich Spuren eines

Epioticum. Eine Fenestra ovalis bildet eine Durchbrechung der Ohrkapsel. Sie wird von einem aus dem zweiten Visceralbogen hervorgehenden Knochenstückchen (Fig. 200. *co*) bedeckt.

Fig. 200.



Die Ethmoidalregion zeigt theilweise Ossificationen. Diese liegen im vordern Abschnitte und bieten eine verschiedene Ausdehnung dar. Bald ergreifen sie nur die Seitenwand des Craniums (z. B. bei Siredon (*g*)), bald fliessen sie oben und unten zusammen und stellen so ein ringförmiges Knochenstück her, das CUVIER »Gürtelbein« genannt hat. DUGÈS hat es als Ethmoid bezeichnet. In die Ethmoidalregion kann dieser Knochen übergreifen und bis zum Grunde der Nasenkapseln dringen. Am ehesten darf dies Stück einem Orbitosphenoid verglichen werden, jedenfalls findet von daher seine erste Entstehung statt.

Als Deckstücke dieses Abschnittes finden sich paarige Scheitelbeine (*pa*) und vor diesen die Stirnbeine (*fr*). Scheitel- und Stirnbeine verschmelzen bei Einigen (z. B. bei Fröschen) jederseits untereinander und bilden Parieto-Frontalia. Vor diesen, häufig durch die Stirnbeine von einander geschieden, liegen die Nasalia (*n*), die, entsprechend der grösseren Entwickelung der Nasenhöhlen im Vergleich zu den Fischen, hier zum ersten Male als beständige Stücke vorkommen. An der Schädelbasis finden wir als Deckknochen noch das Parasphenoid (*ps*) in gleichem Verhalten wie bei

Fig. 200. Schädel von *Siredon pisciformis*. *A* von oben. *B* von unten. *C* von der Seite mit Unterkiefer. *D* Primordialcranium von oben. *E* Dasselbe von unten. *F* Unterkieferknorpel. *G* Unterkiefer von innen. *ol* Occipitale laterale. *ps* Parasphenoid. *sq* Squamosum. *q* Quadratum. *pa* Parietale. *fr* Frontale. *pt* Pterygoid. *mx* Maxillare. *px* Praemaxillare. *n* Nasale. *g* Gürtelbein. *d* Dentale. *a* Angulare. *op* Operculare. *eth* Ethmoidalknorpel. *co* Columella.

den Fischen, und vor diesem in der Ethmoidalregion einen paarigen Knochen (*vo*), der dem Vomer entspricht.

Bezüglich des als Kieferstiel fungirenden Palato-Quadratum treten einfachere Zustände auf, als bei den Fischen bestanden. Dieser Abschnitt erhält sich zum grossen Theile knorpelig und in derselben Beschaffenheit bleibt der von ihm aus nach vorne gehende Bogen, der die Orbita umzieht, und bald nur einen Fortsatz vorstellt, bald an der Ethmoidalregion zum Abschlusse kommt. Im Ende des Kieferstiels zeigt sich meist eine Verknöcherung (*q*), welche dem Quadratum der Fische gleichwerthig erachtet werden muss. Die Verbindung dieses Theiles mit dem Cranium ist keine vollständige, denn am untern Theile findet sich (z. B. bei Rana) zwischen ihm und der Schädelkapsel eine deutliche Articulationsfläche vor.

Am Palato-Quadratknorpel entstehen zwei Deckknochen; der obere (*Sq*), bei den Fröschen durch einen starken nach vorne gerichteten Fortsatz ausgezeichnet, ist in seiner Deutung schwierig. Er entspricht vielleicht dem Squamosum der Fische, doch ist dies nicht sicher zu begründen. Wegen der bei den Amphibien erreichten Beziehungen zum Trommelfell, das er theilweise tragen hilft, kann er als Tympanicum bezeichnet werden. Der untere Knochen erstreckt sich längs des Knorpelbogens nach vorne, er ist das Pterygoid (*pt*), das bei den Fischen meist durch drei gesonderte Theile vertreten war. Sein vorderes Ende erreicht das seitlich der Ethmoidalregion liegende Palatinum (*pal*), welches meist in querer Stellung hinter den Vomer sich reiht.

Bei einem Theile der Amphibien geht vor dem Unterkiefergelenk noch ein Knochen nach vorne ab, das sogenannte Quadratojugale, dem verwandtschaftliche Beziehungen zu dem der höheren Wirbelthiere beizumessen sind. —

Die bei den Knochenfischen vor dem Primordialcranium entstehenden Kieferstücke, Praemaxillare und Maxillare lagern sich bei den Amphibien unmittelbar aus Primordialcranium an und erscheinen dadurch als Belegknochen desselben, für welches Verhältniss bei manchen Fischen bereits Uebergangszustände sich vorfinden. Das Maxillare bietet sehr verschiedene Grade der seitlichen Ausdehnung dar und erstreckt sich bei den Anuren in der Regel bis zum Quadratojugale nach hinten. Die Verbindung des Praemaxillare mit dem Vordertheile des Primordialcraniums wird besonders durch einen Fortsatz vermittelt, der über die mittlere Nasengegend sich emporzieht.

Dass diese Kieferstücke, oder auch die unter ihnen liegenden Knorpeltheile nicht die ursprüngliche Begrenzung der Mundöffnung bilden, wird durch das Vorkommen besonderer, vor dem continuirlichen Primordialcranium liegender Knorpel erwiesen, welche bei den Larven von Anuren vorhanden sind. Dugès bezeichnet sie als Rostrale und Adrostrale, und lässt auf ihnen feste Kiefertheile entstehen, nach deren Bildung sie verschwinden. Aus diesen Angaben lässt sich die Vergleichung dieser Theile mit den Labialknorpeln der Selachier begründen, und zugleich auch die Deutung von Praemaxillare und Maxillare als ursprünglicher Deckstücke.

Im Unterkiefer der Amphibien besteht der primordiale Knorpel (Fig. 200. *Cch* und *F*) wie bei den Fischen, und ebenso bilden sich die knöchernen Theile aus. Der Gelenktheil des Knorpels erhält sich häufig unverändert, doch kann er auch ossificiren und dann ein Articulare herstellen, welches in einen Knorpelstreif sich fortsetzt. Dieser wird von einem Dentale bedeckt, zu dem häufig noch ein Angulare, zuweilen auch noch ein inneres Deckstück (Operculare) (Fig. 200. *G op*) hinzutritt.

Da am Primordialcranium der Amphibien eine Trennung des Kieferstiels niemals vorkommt, derselbe sich vielmehr mit der Schädelkapsel in Zusammenhang anlegt, darf man die Verbindung dieser Theile nicht als erst bei den Amphibien entstanden ansehen. Es bestehen sogar Gründe, welche die continuirliche Verbindung als das für diese Classe ursprüngliche Verhalten ansehen lassen, das sie aus früheren Zuständen ererbte. Die Gründe liegen in dem Vorkommen eines solchen Craniofacialknorpels bei Chimaera und bei Lepidosiren, deren sonst weit auseinandergehende Formen zahlreiche Zwischenformen, oder doch eine grosse Verbreitung jener Schädelbeschaffenheit voraussetzen lassen. Wichtig ist auch das Vorkommen der Anlage eines Craniofacialknorpels bei Cyclostomen, bei denen das oben bemerkte von der Ohrkapsel ausgehende suborbitale Bogenstück gleiches Verhalten wie am Amphibienschädel aufweist, doch scheint es zweckmässig, die Vergleichungen mit dem Cyclostomenschädel nicht allzu sehr zu urgiren. Wenn wir nun das Verhalten des Palato-Quadratum zum Primordialcranium als einen bei den Amphibien bereits feststehenden Zustand betrachten, so sehen wir denselben doch nicht als einen primären an, und setzen auch hier die oben (§ 191) dargelegte Sonderung aus einer Uranlage, nämlich einem Bogen des Visceralskeletes voraus.

Ueber den Schädel der Amphibien in genetischer Beziehung vergl. Dugès, ferner Reichert, Vergleichende Entwickelungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. Königsberg 1838.

§ 194.

Die Verhältnisse des Schädels der *Reptilien* bieten mit jenem der *Vögel* so viel Uebereinstimmendes, dass beide verbunden behandelt werden müssen. Die Schädelformen dieser Wirbelthiere bilden eine gemeinsame Gruppe, welche ebenso weit von der Schädelbildung der Amphibien, als von jener der Säugethiere sich entfernt. Von den letzteren scheiden sie sich vor Allem durch das Vorhandensein eines Kieferstiels und von den ersteren sind sie durch zahlreiche Abweichungen der einzelnen Skelettheile getrennt.

Das Primordialcranium ossificirt viel vollständiger als bei den Amphibien, und die bedeutende Entfaltung der an und aus dem primitiven Palato-Quadratknorpel entstehenden Knochen lässt einen kleinen Theil der aus dem Knorpelschädel entstandenen Stücke zu Tage liegen. Verschiedenheiten der allgemeinen Configuration des Schädels resultiren aus dem relativen Umfange der beiden Haupttheile des Kopfskelets. Eine grössere Entfaltung der Schädelkapsel, wie sie z. B. bei den Vögeln besteht, lässt die Theile derselben deutlicher wahrnehmen, als wir sie bei den Reptilien antreffen. Andererseits wird das Zurücktreten der Schädelkapsel durch mächtigere Ausdehnung der die sogenannten Gesichtsknochen darstellenden Theile bedingt, durch welche die Schädelkapsel in verschiedenem Maasse überlagert wird.

In der Occipitalregion treten die vier auch den Fischen zukommenden Elemente auf. Das Occipitale basilare bildet mit den beiden seit-

lichen Stücken einen Condylus occipitalis. Die Beziehung der Knochen zum Foramen magnum ist eine verschiedene, indem bald das Basilare (bei Schildkröten), bald das Superius (bei Crocodilen) davon ausgeschlossen ist. Bei den Schildkröten läuft das Occipitale superius in eine ansehnliche Crista aus. Bezüglich der knöchernen Ohrkapsel ist bemerkenswerth, dass, wie schon bei den Amphibien, ein Fenestra ovalis besteht. Dazu kommt noch eine zweite, membranös verschlossene Oeffnung, die Fenestra rotunda. Vor dem Occipitale laterale liegt bei allen Reptilien und Vögeln das Pro-oticum, dessen vorderer Rand durch die Austrittsstelle des dritten Trigeminus-Astes markirt ist. Das Opisthoticum begrenzt mit dem vorhergehenden den hintern Theil der Fenestra ovalis, erhält sich aber nur bei den Schildkröten selbständig, indem es bei den übrigen Reptilien wie bei den Vögeln mit dem Occipitale laterale verschmilzt. Ein Epioticum bleibt dagegen niemals discret, sondern wird durch eine mit dem Occipitale superius sehr frühzeitig verschmelzende Ossification gebildet. Alle Theile der Ohrkapsel verschmelzen bei den Vögeln nicht nur unter sich, sondern auch mit den benachbarten Knochen.

Fig. 201.



Als Squamosum (*Sq*) erscheint bei den Schlangen ein vorragender Knochen, der den Kieferstiel trägt. Bei den Eidechsen hat er eine ähnliche Lage und ebenso bei den Schildkröten, Crocodilen und Vögeln, wo er zwischen der knöchernen Ohrkapsel, dem Scheitelbein und dem Postfrontale theilweise im Dache der Paukenhöhle gebettet ist.

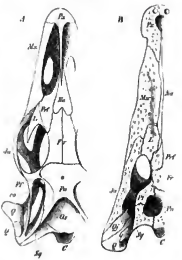
Der sphenoidale Abschnitt bietet je nach der Ausdehnung der Schädelhöhle sehr ungleich entwickelte Zustände. Ein Basisphenoid ist bei Allen als Grundlage dieses Abschnitts vorhanden, wie das meist unansehnliche Praesphenoid aus dem Primordialcranium hervorgegangen, während die bei Amphibien und Fischen vorkommende Belegknochenbildung des Parasphenoid sich nicht mehr entwickelt. Von den Seitentheilen kommt den Vögeln sowohl ein Alisphenoid, als auch ein Orbitosphenoid zu, letzteres wenigstens beim Strausse. Auch die Crocodile sind mit einem Alisphenoid versehen. Dagegen wird bei den meisten Eidechsen die Interorbitalgegend des Schädels durch ein membranöses Septum gebildet, in welchem nur Andeutungen von jenen Knochen auftreten. In der Regel fehlen die Orbitosphenoidstücke, wie den Crocodilen.

Ein bei den Eidechsen (Lacerta, Varanus, Podinema) vom Scheitelbein bis zum Pterygoid herabsteigendes Knochenstück (Columella) (Fig. 202. *A. co*), wird bei den Schildkröten durch eine direct vom Parietale absteigende breite Knochenplatte repräsentirt, die hier zur Begrenzung der Schädelhöhle mit beiträgt, und bei den Schlangen ist eine ähnliche, die Schädelhöhle umschliessende Fortsatzbildung noch auf das Frontale mit ausgedehnt. Von Seite der Knochen des Schädeldaches wird also hier für den Mangel selbständiger Wandungen eine Compensation geliefert.

Fig. 201. Schildkröten-Schädel von hinten. 1 Occipitale basilare. 2 Occip. laterale. 3 Occip. superius. 5 Basisphenoid. 8 Squamosum. 15 Pro-oticum 17 Quadratum.

Bezüglich der Deckknochen sind Parietalia anzuführen, die bald paarig (Schildkröten und Vögel), bald unpaar vorhanden (Schlangen, Eidechsen, Crocodile) sind (Fig. 202. *Pa*). Auch das Stirnbein ist bei den meisten Eidechsen und bei den Crocodilen unpaar. Paarig ist es bei Lacerta, Varanus, wie bei den Schlangen, Schildkröten und Vögeln. Wenig Antheil hat es an der Decke der eigentlichen Schädelhöhle (bei Crocodilen und Vögeln), da es die durch ein häutiges Septum eingenommene Interorbitalregion bedeckt (Eidechsen, Schildkröten). Postfrontalia sind nur bei Reptilien ausgebildet, rudimentär bei Vögeln vorhanden. Sie bilden den hinteren Rand der Orbita (Fig. 202. *Pf*).

Fig. 202.



Die Ethmoidalregion bietet verschiedenartige Ossificationen, besonders im medianen Abschnitte erhalten sich knorpelige Theile. Die Ethmoidalia lateralia (Praefrontalia) begrenzen bei den Reptilien den Vorderrand der Orbiten. Sie senden Fortsätze abwärts, an denen median der Olfactorius zur Nasenhöhle tritt. Bei den Vögeln fehlen sie als getrennte Theile, da sie mit dem mittleren Theile des Ethmoid verbunden sind. Letzteres tritt bei Manchen auf der Schädeloberfläche zu Tage. Der grösste Theil desselben wird bei den Reptilien nur durch Knorpel vertreten. Als Deckknochen erscheint an der Basis der Vomer, der bei Schlangen und Eidechsen paarig ist (Fig. 204. *vo*). Auf der oberen Fläche treffen wir die Nasalia, die bei den Schildkröten (Hydromedusa ausgenommen) fehlen, und auch bei einigen Eidechsen vermisst sind.

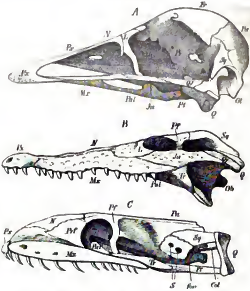
Als ein besonderer Deckknochen der Aussenfläche der Ethmoidalkapsel erscheint das Lacrymale bei den meisten Eidechsen, den Crocodilen wie bei den Vögeln. Es bildet einen Theil der Orbitalbegrenzung in der vorderen Wand derselben (Figg. 202. 203. *L*).

Der Palato-Quadratknorpel ist nicht mehr so umfänglich wie bei Fischen und Amphibien entwickelt. Sein vorderer Abschnitt ist rückgebildet und die ihm angehörigen Knochenstücke bilden sich zum Theile direct am Schädel. Der hintere Abschnitt des Palato-Quadratum ist dagegen vorhanden und stellt das Quadratum vor (Fig. 203. *Q*).

Fig. 202. Schädel von Reptilien von oben. *A Varanus. B Crocodil. Os* Occipitale superius. *C* Condylus occipitalis. *Pa* Parietale. *Pf* Postfrontale. *Fr* Frontale. *Prf* Praefrontale. *L* Lacrymale. *N* Nasale. *Sq* Squamosum. *Qj* Quadratojugale. *Ju* Jugale. *Q* Quadratum. *Mx* Maxillare. *Px* Praemaxillare. *co* Columella.

Der gesammte Apparat bietet vor Allem Eigenthümlichkeiten in seiner Verbindungsweise mit dem Schädel, und zweitens sehr verschiedene Beziehungen zur Schädelbasis dar. Bei den Eidechsen, Schlangen und Vögeln ist das Quadratum ein bewegliches Knochenstück, während es bei Crocodilen und Schildkröten mit dem Schädel in feste Vereinigung getreten ist. Diese

Fig. 203.



Einrichtung besassen bereits die Plesiosaurier. Mit letzterem Verhalten ist zugleich der ganze an den Kieferstiel angeschlossene Knochencomplex mit dem Cranium inniger vereinigt und bietet keine beweglichen Theile dar, während bei beweglichem Quadratbein mindestens ein Theil jenes Knochencomplexes sich in Beweglichkeit forterhält.

Das andere, die Beziehung zur Schädelbasis betreffende Verhalten, steht in Zusammenhang mit der Entwickelung der Nasenhöhle. (Siehe darüber auch beim Geruchsorgan und bei der Mundhöhle.) Die aus dem Oberkieferabschnitt des ersten Visceralbogens entstehenden Skelettheile legen sich nicht mehr einfach an die Seite der Schädelbasis, sondern treten gegen die Medianlinie unter einander zusammen. Dadurch wird die Schädelbasis von der Begrenzung der Mundhöhle, deren Dach sie bei Fischen und noch bei Amphibien mit

Fig. 203. Seitenansichten von Schädeln. *A Struthio*. *B Crocodilus*. *C Python*. *Ol* Occipitale laterale. *Os* Occipitale superius. *Pt* Pterygoid. *Pal* Palatinum. *Tr* Transversum. *Col* Columella. *for* Fenestra ovalis. *S* Durchtrittsöffnung des N. trigeminus. Die übrige Bezeichnung wie in den vorhergehenden Figuren.

bildete, mehr oder minder ausgeschlossen, und das Dach dieser Cavität wird in demselben Grade von den Theilen des Oberkiefergaumenapparates dargestellt, als diese eine medianwärts gerichtete, von vorne nach hinten fortschreitende Entfaltung darbieten. Die bei den Amphibien dicht am Vorderrande des Schädels in die Mundhöhle sich öffnenden Nasenhöhlen lassen diese innere Oeffnung mit jenem Vorgange immer weiter nach hinten treten, indem jene Oeffnungen durch horizontale Fortsätze der bezüglichen Skelettheile (Oberkiefer, Gaumenbein, Flügelbein) allmählich von unten her umfasst und umschlossen werden. Damit scheidet sich die Nasenhöhle immer mehr von der Mundhöhle ab und bildet eine über ihr liegende Räumlichkeit, deren Boden das Dach der Mundhöhle ist. Diese aus horizontal gerichteten Fortsätzen jener Knochen dargestellte Scheidewand zwischen Mund- und Nasenhöhle wird als »harter Gaumen« bezeichnet.

Diese Veränderungen sind am wenigsten bei Eidechsen, Schlangen und Vögeln entwickelt, mehr bei Schildkröten und am vollkommensten bei den Crocodilen.

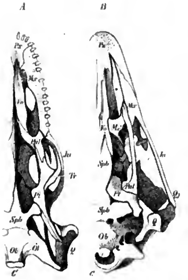
Die bei Fischen aus dem zweiten ursprünglich discreten Visceralbogen in den Kieferstiel getretenen Stücke, nämlich das Hyomandibulare mit dem Symplecticum, haben dasselbe Schicksal wie bei den Amphibien erlitten, indem sie, ausser Verbindung mit dem Quadratum, in die Columella (Fig. 203. *C. Col*) umgewandelt sind, die mit einer breiten Platte der Fenestra ovalis aufsitzend, mit ihrem andern Ende in das Trommelfell eingeht. Sie ist somit auch hier in die Dienste des Hörapparates getreten, indem sie die Verbindung des Labyrinthes mit dem Trommelfell herstellt, und erscheint dem entsprechend als ein dünnes, stabförmiges Knochenstück.

Die Verbindung des Quadratum mit dem Schädel ist mehrfach verschieden. Wo sie beweglich ist (Ophidier, Saurier und Vögel), bestehen auch an den angeschlossenen Theilen des Oberkiefergaumenapparates verschiedengradig entwickelte Gelenkverbindungen. Diese fehlen bei Crocodilen und Schildkröten, deren Quadratum auch zwischen Squamosum und den Knochen der Ohrkapsel in Nahtverbindung getreten ist. Der Oberkiefergaumenapparat ist daher bei diesen unbeweglich, während er bei den ersteren, allerdings in sehr verschiedenem Maasse, beweglich ist. Eine Uebergangsform zu diesem Zustande bildet Hatteria, deren Schädel sonst nach dem Typus der Eidechsen gebaut ist, allein das Quadratum mit Pterygoid und Squamosum in fester Verbindung besitzt.

An das Quadratum schliessen sich zwei Reihen von Knochen, die nach vorne zum Oberkiefer ziehen, ähnlich wie bei den Amphibien. Nach innen zu findet sich zuerst das Pterygoid (Fig. 204. *Pt*). Bei Vögeln, Schlangen und Eidechsen besitzt es an der Schädelbasis eine Articulationsstelle, und die beiderseitigen Pterygoidea sind von einander getrennt. Untereinander durch eine mediane Naht verbunden und zugleich der Schädelbasis fest angefügt, sind sie bei Schildkröten und Crocodilen (Fig. 205. *Pt*), bei letzteren die inneren Oeffnungen der Nasenhöhle (Choanae) umschliessend. Bei Schlangen, Sauriern und Crocodilen zieht sich aussen an das Pterygoid ein das Maxillare erreichender und so die äussere und innere Knochen-

reihe verbindender Knochen an, den man als **äusseres Flügelbein** oder **Os transversum** bezeichnet (Figg. 204. *A Tr*. 205. *B Tr*). Ob es dem den Fischen zukommenden Ektopterygoid entspricht, ist zweifelhaft, sicher jedoch, dass dieser Theil bei den Säugethieren sich nicht wieder findet.

Fig. 204



An das Pterygoid schliesst sich nach vorne zu, und meist der Medianlinie genähert, das **Palatinum** an. Schildkröten und Crocodile besitzen die Gaumenbeine (Fig. 205. *Pal*) in medianer Nahtverbindung. Bei Schlangen, Eidechsen und Vögeln bleiben sie getrennt (Fig. 204. *Pal*). Sie begrenzen bei diesen seitwärts die Choanen. Am Schildkrötenschädel tritt der Vomer (Fig. 205. *A Vo*) zwischen den beiden Palatina zum Dache der Mundhöhle herab, während über der Nasenhöhle beide Gaumenbeine an der Basis cranii sich vereinigen. Meist als lange und platte Knochen erscheinen die Gaumenbeine bei den Vögeln (Fig. 203. *B Pal*), wo sie mit ihrem vorderen Ende einen Fortsatz des Oberkieferknochens (*Mx'*) erreichen.

Ein solcher vom Oberkiefer ausgehender Fortsatz verläuft quer nach innen und kann bei mächtiger Entwickelung bis ans Vomer treten. Bei schwächerer Ausbildung treten die Vorderenden der Gaumenbeine mit einem Fortsatz des Praemaxillare zusammen, oder es können auch beiderlei Verbindungen bestehen. Gaumen- und Flügelbein können zuweilen verwachsen, z. B. bei Struthio.

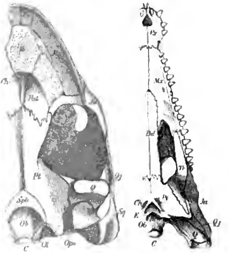
An die Gaumenbeine reiht sich vorne der Oberkiefer an, der median an das Praemaxillare stösst. Die **Praemaxillaria** werden bei den meisten Sauriern (unter den Schildkröten bei Chelys) als verschmolzene Stücke getroffen, und auch unter den Vögeln, wo sie durch lange Frontalfortsätze ausgezeichnet sind, verschmelzen sie frühzeitig (Fig. 202. 203. 204. 205. *Px*). Ihre Ausdehnung steht hier im Verhältniss zur Länge des Schnabels, an dem sie bedeutenden Antheil nehmen. Rudimentär erscheinen sie bei den Schlan-

Fig. 204. Ansicht der Schädelbasis *A* von *Monitor*, *B* von *Struthio*. *Ob* Occipitale basilare. *C* Condylus occipitalis. *Ol* Occipitale laterale. *Spb* Sphenoidale basilare. *Q* Quadratum. *Pt* Pterygoid. *Tr* Transversum. *Pal* Palatinum. *Vo* Vomer. *Qj* Quadratojugale. *Ju* Jugale. *Mx* Maxillare. *Mx'* Medianer Fortsatz desselben. *Px* Praemaxillare.

gen (Fig. 203. *C Px*). Auch bei den Schildkröten sind sie unansehnlich. Der Hauptantheil an der Begrenzung des Oberkieferrandes kommt somit dem Maxillare (*Mx*) zu, welches bei Crocodilen und Eidechsen, am meisten aber bei Schlangen eine beträchtliche Ausdehnung, und bei den letzteren zugleich eine grosse Beweglichkeit besitzt.

Fig. 205

A B



Zum Maxillare tritt vom Quadratum her noch eine besondere Reihe von Knochenstücken, die wir theilweise schon bei den Amphibien antrafen. Das erste dieser Stücke bildet das Quadrat-Jochbein, welches nur den Schlangen abgeht. Bei den Sauriern entspringt es vom Quadratum dicht an dessen Verbindungsstelle mit dem Schädel, zwischen jenem und dem Squamosum. Es setzt sich vorne in ein zweites Stück fort, welches theils mit dem Postfrontale, theils mit einem den untern Orbitalrand umziehenden Jugale sich verbindet. Auch bei den Vögeln ist das Quadrato-Jugale (Fig. 204. *B Qj*) ein dünnes Knochenstück, lateral von dem Mandibulargelenk des Quadratum entspringend. Bei den Schildkröten und Crocodilen verbindet es sich mit einer grösseren Fläche des Quadratum, und stützt auch bei diesen das gleichfalls breitere Jugale, dem immer ein Antheil an der hinteren und unteren Orbitalumgrenzung zukommt. Beide Knochen besitzen bei Schildkröten und Crocodilen (Fig. 205) Nahtverbindung sowohl unter sich als mit ihren Nachbarn, so dass sie dadurch in den unbeweglichen Complex des Schädelgerüstes eingehen.

Der Unterkiefer articulirt in allen Fällen mit dem Quadratbein. Er wird auch bei Reptilien und Vögeln durch einen Knorpel gebildet, an dem Belegknochen auftreten und auch durch Knorpelverknöcherung besondere Stücke entstehen. Das ansehnlichste Stück der Belegknochen wird wieder vom Dentale gebildet. Dazu kommt noch ein Angulare und Supraan-

Fig. 205. Ansicht der Schädelbasis *A* von *Chelonia*, *B* von *Crocodilus*. *Ob* Occipitale basilare. *Ol* Occipitale laterale. *C* Condylus occipitalis. *Sph* Sphenoidale basilare. *Opo* Opisthoticum. *Pt* Pterygoid. *Pal* Palatinum. *Vo* Vomer. *Q* Quadratum. *Qj* Quadrato-Jugale. *Ju* Jugale. *Tr* Transversum. *Mx* Maxillare. *Pr* Praemaxillare. *Pa* Parietale. *Pfr* Postfrontale. *Fr* Frontale *Ch* Choanae. *E* Tuba Eustachii.

gulare, dann ein an der Innenfläche gelagertes Complementare und Operculare, von denen die letzteren zuweilen nur angedeutet sind, oder auch vollständig fehlen. Immer entwickelt sich der Gelenktheil des Unterkieferknorpels zu einem Articulare, so dass die Gesammtzahl der Stücke auf 12 sich belaufen kann. Reducirt ist diese Zahl bei den meisten Schlangen, sowie einer Anzahl von Sauriern.

Bei Schildkröten und Vögeln verschmelzen die beiden Dentalia sehr frühzeitig, und bei den Vögeln erhalten sich von den andern Knochen meist nur Spuren der ursprünglichen Trennung. Beide Unterkieferhälften bleiben bei den Crocodilen und Sauriern durch eine Naht getrennt, und sind bei den weitmäuligen Schlangen sogar nur durch lockere Bandmasse untereinander verbunden, so dass jede Hälfte grosse Beweglichkeit besitzt.

Ueber die Entwickelung des Schädels vergl. Rathke, Entwickl. der Natter. Nach der hier gegebenen Darstellung bestehen für das Primordialcranium auch die Anlagen der Seitentheile der Sphenoidalregion. Den Bau des Vogelschädels erläutert W. K. Parker mit Bezugnahme auf die Entwickelung. Philos. Transact. 1865. Bezüglich der bei den Vögeln bestehenden zahlreichen Modificationen der Flügel- und Gaumenbeine und ihrer Verbindungen mit dem Ober- und Zwischenkiefer s. Huxley, Proceed. zool. Soc. 1867. S. 415.

§ 195.

Auch am Säugethierschädel ist das Primordialcranium auf die frühesten Entwickelungszustände beschränkt, doch bildet es sich da nicht mehr vollständig aus, denn bei den meisten besitzt es im Dache ansehnliche Lücken und wird daselbst durch membranöse Theile ergänzt. Im Uebrigen findet sich bedeutende Uebereinstimmung mit der Schädelanlage in niederen Abtheilungen, und auch die Chorda dorsalis nimmt an der ersten Bildung den gleichen Antheil, indem um ihr vorderes Ende die Anlage der Schädelbasis entsteht. Damit lassen also diese niederen Zustände des Säugethierschädels Anschluss an die Schädelbildung der übrigen Wirbelthiere aufs deutlichste erkennen, wie sehr auch die erfolgende Differenzirung späterhin Eigenthümlichkeiten hervortreten und zu auffallenden Verschiedenheiten sich gestalten lassen mag.

Wir haben aber auch bei den Säugethieren den aus dem Primordialcranium entstehenden Theil des Schädels von den aus Elementen des Visceralskelets hervorgegangenen, oder doch ursprünglich aus diesem gebildeten Theilen zu unterscheiden. Der erstere bildet die Kapsel zur Aufnahme des Gehirns, und weist mit einer grösseren Ausdehnung auch eine grössere Anzahl von Knochen nach, die zur Umschliessung beitragen. Auch solche Elemente, die in den übrigen Abtheilungen nur äusserlich sichtbar waren, gelangen an die Innenfläche zur Hohlraumbegrenzung.

Die Scheidung in einzelne Wirbeln ähnliche Segmente tritt am knöchernen Schädel deutlicher hervor, als in den niederen Abtheilungen, muss aber in der oben gegebenen Auffassung als eine secundäre Anpassung beurtheilt werden (S. 630). Zugleich ist die Verbindung der auf den ersten

Visceralbogen entstandenen Knochen mit dem Schädel eine innige geworden. Durch sie wird grossentheils jener Abschnitt dargestellt, den man als Gesichtstheil des Schädels unterscheidet.

Am Occipitalsegment sind die vier bereits bekannten Stücke stets vorhanden. Die seitlichen bilden mit je einem Theile des Occipitale basilare (Figg. 206. 207. *Ob*) die Gelenkköpfe des Hinterhauptes und begrenzen mit jenem das Foramen magnum, indem sie oben das Occipitale superius (*Os*) zwischen sich fassen. Letzteres kann übrigens auch von dem Rande des Foramen magnum ausgeschlossen sein. Bei vielen Säugethieren (manchen Beutelthieren, Artiodactylen, Einhufern etc.) steigen von den Occipitalia lateralia lange Fortsätze (*pm*) herab (Processus paramastoidei). Eine Verwachsung der vier Stücke in eins ist eine fast regelmässige Erscheinung, doch können sie auch (z. B. bei Beutelthieren, bei Monotremen) sehr lange getrennt bleiben.

In der Region der Gehörkapsel finden sich die das Labyrinth bergenden Stücke nur im frühesten Zustande als discrete Ossificationen der die drei halbkreisförmigen Canäle umschliessenden Knorpelpartien. Diese Knochenkerne entsprechen dem Pro-, Epi- und Opisthoticum der unteren Classen und verschmelzen bald zu einem einzigen Stücke, dem Petrosum (*Pe*), dessen grösserer Abschnitt mit der Ausdehnung der Schädelhöhle an die Basis cranii rückt. Der laterale Theil des Petrosum erhält Anlagerungen von anderen aus dem Visceralskelet entstandenen Knochen und diese äussere Labyrinthwand wird zur medianen Wand der Paukenhöhle. An jener Wand finden sich zwei Durchbrechungen, von denen die eine (Fenestra ovalis) bereits bei den Amphibien bestand, die andere erscheint als eine spätere Einrichtung (Fenestra rotunda). Wie die erstere Oeffnung bei den niedern Abtheilungen die Columella trägt, so findet sich bei den Säugethieren als homologes Skeletstück der Stapes ihr eingefügt. Der hintere Abschnitt des Petrosum ist in seitlichem Anschluss an die Occipitalia lateralia und wird als pars mastoidea unterschieden, da er beim Menschen eine warzenförmige Vorragung trägt. Er gehört dem Epioticum an. Oben fügt sich an das Petrosum das Squamosum (*Sq*) welches seinen Charakter als Belegknochen beibehält. Es tritt häufig in die Schädelwand ein, aber nur beim Menschen in bedeutendem Grade die

Fig. 206.

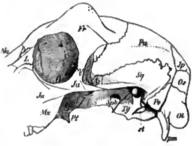
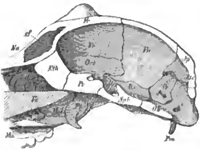


Fig. 206. Seitliche Ansicht des Hirntheils eines Ziegenschädels. *Ol* Occipitale laterale. *Os* Occipitale superius. *Jp* Interparietale. *Pa* Parietale. *Pe* Petrosum. *Sq* Squamosum. *Ty* Tympanicum. *Sph* Basisphenoid. *As* Alisphenoid. *Ors* Orbitosphenoid. *Fr* Frontale. *Na* Nasale. *L* Lacrymale. *Ju* Jugale. *Mx* Maxillare superius. *Pal* Palatinum. *Pt* Pterygoid. *pm* Processus paramastoideus. *st* Processus styloides.

Schädelhöhle begrenzend. Zuweilen verschmilzt es mit dem Petrosum zum Schläfenbein (Temporale), dessen »Schuppe« es bildet. Bei Einigen ist es ganz von der Schädelhöhle ausgeschlossen, bei Andern (z. B. den Cetaceen und Wiederkäuern) wird nur ein kleiner Theil an der Innenfläche des Schädels getroffen. Erst bei den Affen ist dieser beträchtlicher. Die, eine Ausdehnung der Schädelhöhle begleitende Volumsentfaltung des Gehirns zeigt sich somit in einem die Lagerungsbeziehungen der Schädelknochen ändernden Einflusse. Ein nach vorne gerichteter Fortsatz (Processus zygomaticus) des Squamosum hilft den Jochbogen bilden.

Vor der Schläfenbeinregion findet sich der Sphenoidaltheil des Schädels, der bei den Säugethieren stets aus zwei vollkommen entwickelten Segmenten sich zusammensetzt. Das Basalstück des hinteren Segments (Sphenoidale basilare, Basisphenoid) (Fig. 407. *Spb*) stösst unmittelbar an das Occipitale basilare; ihm sind seitlich die Alae temporales (Alisphenoid) angeschlossen. Vor dem Basisphenoid liegt der vordere Abschnitt (Praesphenoid) (*Ps*) wieder mit seitlichen Knochenstücken — den Alae orbitales — in Zusammenhang. Alle diese aus dem Primordialcranium hervorgehenden Stücke bilden den vorderen Theil der Schädelbasis und einen Abschnitt der seitlichen Wand. Die beiden medianen Stücke bleiben bei den Säugethieren stets, oder doch sehr lange getrennt. Beim Menschen verschmelzen sie frühzeitig und stellen den Körper des Keilbeines vor.

Fig. 207.

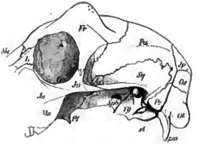


Der vorderste Abschnitt des Primordialcraniums bietet die bedeutendsten Modificationen. Nur mit einer kleinen Fläche das Schädelcavum begrenzend, entfaltet sich dieser Theil vor der Schädelkapsel und erhält durch Entwickelung der Labyrinthe und der die Riechschleimhaut tragenden Flächen (Muscheln) bedeutende Complicationen. Er umschliesst die Nasenhöhlen und von unten her lagern sich Skelettheile des Kiefergaumenapparates, welcher auch eine mediane senkrechte Knorpellamelle, die Scheidewand der Nasenhöhle, erreicht. An letzterer entsteht als Belegknochen der Vomer (Fig. 207. *Vo*). Durch Verknöcherung der beiden Seitenhälften des Ethmoidalknorpels und der davon ausgehenden Muscheln entstehen zwei Ethmoidstücke, die den Praefrontalia der Fische homolog sind. Sie begrenzen einen Theil der Schädelhöhle vor dem Praesphenoid und zeigen dort Durch-

Fig. 207. Senkrechter Medianschnitt durch einen Ziegenschädel. *Ob* Occipitale basilare. *Ps* Praesphenoid. *Eth* Ethmoid, (senkrechte Platte), die vorne ansitzende knorpelige Nasenscheidewand ist entfernt. *Eth'* Muscheln des Ethmoid. *Vo* Vomer. *sf* Sinus frontalis. Die übrige Bezeichnung wie in der vorhergehenden Figur.

lasstellen für den Nervus olfactorius. Bei Ornithorhynchus wird der Schädelhöhlenantheil des Ethmoid nur von zwei Oeffnungen durchbrochen und damit spricht sich der niedere Zustand aus. Zahlreichere Oeffnungen finden sich bei den Uebrigen, wodurch jener Abschnitt als S i e b p l a t t e ausgezeichnet wird. Durch Verschmelzung der beiden seitlichen Hälften mit dem medianen Stücke (Fig. 207. *Eth*) [Lamina perpendicularis] geht ein unpaarer Knochen, das E t h m o i d, hervor. Die am untersten, vordersten Abschnitte der knorpeligen Ethmoidaltheile durch selbständige Ossificationen entstandenen Stücke stellen die sogenannten unteren Muscheln vor. Aber auch in Zusammenhang mit dem Vomer können Theile des Ethmoidalknorpels verknöchern, so dass dieser Abschnitt in verschiedene Knochen zerlegt wird. Sowohl durch diese als durch äussere auf dem Ethmoidalknorpel entstandene Belegknochen entstehen weitere Complicationen des Säugethierschädels. Die unteren Muscheln bieten ausserordentliche Verschiedenheiten dar und tragen durch reichverzweigte Lamellenbildung zur Oberflächenvergrösserung der Nasenräume bei. Auch an den beiden Hälften des Ethmoid finden sich solche Complicationen, sowie die Ausdehnung dieses ganzen Abschnittes an der äusseren Configuration des Schädels bedeutenden Antheil hat und für die Längsentwickelung des Schädels wenigstens einen Factor abgibt. In der Regel wird der Ethmoidalabschnitt von anderen Knochen — vorzüglich jenen des Kiefer-Gaumenapparates — so überlagert, dass kein Theil seiner Oberfläche zu Tage tritt. Ausser bei einigen Edentaten, gelangt nur bei Affen in Uebereinstimmung mit dem Menschen ein Theil der seitlichen Fläche zur medianen Begrenzung der Orbita, und bildet die »Lamina papyracea«.

Fig. 208.



Am Schädeldache treffen sich wieder die den unteren Abtheilungen zukommenden Deckstücke, die bei bedeutender Ausdehnung der Schädelhöhle an Umfang gewinnen. Am hinteren Abschnitte des Schädeldaches finden sich die P a r i e t a l i a (Figg. 207. 208. *Pa*), die häufig (z. B. bei Monotremen, manchen Beutelthieren, den Wiederkäuern und Einhufern) unter einander verwachsen. Zwischen sie fügt sich von hinten her ein besonderes an das Occipitale superius grenzendes Knochenstück, das I n t e r p a r i e t a l e, welches meist mit dem Occipitale superius zu einem Knochen (Figg. 207. 208. *Jp*), verschmilzt. Auch mit den Parietalien kann es sich verbinden, wie z. B. bei Nagern und Wiederkäuern.

Vor den Parietalia lagern die F r o n t a l i a (*Fr*), die sich vorzüglich an die Alae orbitales des Sphenoidalabschnittes anschliessen. Immer paarig

Fig. 208. Seitliche Ansicht des Hirntheiles eines Ziegenschädels.

auftretend, bleiben sie meist durch eine Naht von einander getrennt, bei einzelnen verwachsen sie frühzeitig, z. B. bei Elephas, Rhinoceros, auch bei den Prosimiae, Insectivoren und Chiroptern, dann bei den Affen und beim Menschen.

An der Aussenfläche des Ethmoidalabschnittes entstehen gleichfalls Belegknochen, die ebenso bei unteren Abtheilungen vorkommen. Dieses sind die Lacrymalia und Nasalia. Die ersteren (*L*) sind minder beständig und scheinen oft in benachbarte Knochen überzugehen, so dass sie als discrete Theile vermisst werden, z. B. bei Pinnipediern. Auch den Delphinen fehlen sie. Wie bei den Reptilien und Vögeln bilden sie einen Theil der vordern Begrenzung der Orbita, und treten gleichfalls auf der Antlitzfläche des Schädels vor, von der sie sich bei den Affen und beim Menschen an die mediane Orbitalwand zurückziehen.

Bezüglich der Nasalia (*Na*) bestehen gleichfalls nur untergeordnete Verschiedenheiten, theils durch eine Rückbildung (wie bei den Cetaceen), theils durch beträchtliche Volumsentfaltung ausgedrückt. Ihre Ausdehnung entspricht der Ausdehnung des Raumes der Nasenhöhle, und steht mit der Verlängerung des Gesichtstheiles des Schädels in Zusammenhang. Zuweilen bieten auch sie Verwachsungen unter einander dar, wie bei den (katarrhinen) Affen, bei denen sie wie beim Menschen eine geringe Ausdehnung aufweisen.

Die bedeutendsten Eigenthümlichkeiten des Saugethierschädels erweisen sich an dem vom Visceralskelete aus gebildeten Abschnitte. Das bei den niederen Wirbelthieren als Palato-Quadratum bezeichnete Knorpelstück kommt auch, wenigstens mit seinem hinteren das Quadratum erzeugenden Abschnitte, den Säugethieren zu, an der Aussenfläche der Ohrkapsel des Primordialcraniums gelagert. Mit ihm articulirt ein zweites Knorpelstück, welches aus dem unteren Abschnitt des primitiven Kieferbogens hervorging und damit dem primordialen Unterkiefer homolog ist. Es scheint zweifellos, dass das ersterwähnte Stück das Quadratum der Reptilien und Vögel darstellt; allein es bleibt nicht in diesen Beziehungen, indem der primitive Unterkiefer gleichfalls seine ursprünglichen Verhältnisse aufgibt. Damit treten diese Theile in andere Verwendungen; sie werden dem Hörorgane dienstbar, in dessen Nachbarschaft sie bereits ihre Entstehung nahmen, und bilden die sogenannten Gehörknöchelchen, von denen das Quadratum den Ambos (Fig. 209. *i*) repräsentirt.

Die vor dem Quadratum längs der Schädelbasis entwickelten Skelettheile verhalten sich ähnlich wie bei den Reptilien, und bieten auch in Beziehung auf die Bildung eines die Nasenhöhle von der Mundhöhle scheidenden Gaumengewölbes durch Entwickelung horizontaler Fortsätze analoge Zustände dar. Es sind wiederum Flügel- und Gaumenbeine unterscheidbar, denen nach vorne Ober- und Zwischenkiefer sich anreihen.

Die Pterygoidea (Fig. 207. 208. *Pt*) stellen meist platte Knochenstücke vor, welche der Innenfläche besonderer vom Alisphenoid entwickelter Fortsätze sich anlagern. Sie umschliessen seitlich die Choanen und können sogar im Gaumengewölbe sich vereinigen, so dass die Choanenöffnung auch unten von ihnen begrenzt wird (z. B. bei Echidna, Dasypus etc., auch bei einigen

Cetaceen). Damit wird ein bereits bei Crocodilen gegebener Zustand fortgesetzt. Bei den meisten Säugethieren erhalten sie sich getrennt, und auch beim Menschen bleiben sie es längere Zeit, bevor sie mit den genannten Fortsätzen des Keilbeines sich vereinigen, um die inneren Lamellen der absteigenden Keilbeinfortsätze (Processus pterygoidei) vorzustellen. — Die Palatina bilden am häufigsten die untere Choanenumschliessung, und stellen damit den hintersten Abschnitt des harten Gaumens vor. Die eigentlichen Kieferknochen verhalten sich in ähnlicher Weise wie unter den Reptilien bei Crocodilen und Schildkröten. Sie treten gleichfalls als Belegstücke des vordersten Primordialcranium-Abschnittes auf, und sind durch horizontale Fortsätze an der Gaumenbildung betheiligt. Die Maxillaria bilden stets die ansehnlichere Partie, und erscheinen nach Maassgabe der Länge der Antlitzregion ausgedehnt. Bedeutendere Verschiedenheiten bieten die Praemaxillaria, welche in der Regel gleichfalls zur seitlichen Begrenzung der Nasenhöhle beitragen. Sehr häufig sind sie rudimentär, oder im Vergleiche zum Maxillare schwach entwickelt (z. B. bei manchen Chiroptern, Edentaten). Sie tragen das Foramen incisivum. Während sie sich bei den meisten Säugethieren selbständig erhalten, verwachsen sie bei den Affen mit den Maxillaria, und gehen diese Verbindung beim Menschen sogar so frühzeitig ein, dass man lange Zeit an ihrer Selbständigkeit gezweifelt hatte.

Die bei Reptilien und den Vögeln vorhandene äussere Reihe von Knochen, welche vom Quadratum aus zum Maxillare zieht, ist bei den Säugethieren mit dem Verschwinden des Quadrato-Jugale auf das Jugale reducirt. Dieses verbindet den Jochfortsatz des Squamosum mit dem Maxillare und formirt so den Jochbogen. Wenigen fehlt das Jugale (z. B. Sorex u. a.), oder es erreicht vom Oberkiefer ausgehend keinen Anschluss am Jochfortsatz (Myrmecophaga, Bradypus). Indem es sich durch einen besonderen Fortsatz mit einem seitlichen Fortsatze des Stirnbeins verbindet, kann es eine hintere Orbitalumgrenzung herstellen helfen, und trennt damit die Orbita von der Schläfengrube (Wiederkäuer, Einhufer, Prosimiae, am vollständigsten bei den Simiae und Menschen, deren untere Orbitalfissur den Rest der bei den andern Säugethieren weiten Communication der Orbita und Schläfengrube vorstellt.)

An der Aussenfläche des Petrosum entsteht bei den Säugethieren ein besonderes Knochenstück, welches als Rahmen für das Trommelfell dient, und als Tympanicum bezeichnet wird. Ob es mit dem (oben S. 648) bei Amphibien ebenso genannten Knochen homolog ist, dürfte noch unsicher sein. Immer erscheint es zuerst als ein knöcherner, nicht vollständig geschlossener Ring (Annulus tympanicus) (Fig. 209. *at*), der in mannichfaltige Formen auswächst. Der einfache Zustand bleibt bei Monotremen und Beutelthieren, auch manchen Insectivoren u. a. bestehen. Es bleibt häufig vom Petrosum getrennt, am losesten bei den Walfischen mit ihm verbunden, und stellt bei vielen Säugethieren eine knöcherne Kapsel dar, die sich in den äusseren Gehörgang fortsetzt. Eine solche Bulla ossea findet sich besonders bei Beutelthieren, Nagern, auch bei den Artiodactylen, vor. Auch bei manchen Beutelthieren, deren Tympanicum nicht über das ringförmige Stadium

hinaus gelangt, findet sich eine anscheinend gleiche Bulla, die aber hier von einer Ausdehnung der Basis der Alae temporales gebildet wird (Dasyurus, Petaurista, Perameles). Indem das Tympanicum mit dem Petrosum und Squamosum wie bei den Affen und beim Menschen verschmilzt, hilft es das Schläfenbein zusammensetzen. An seinem vorderen Rande bleibt auch beim Menschen eine andrerseits vom Petrosum begrenzte Spalte bestehen (Fissura Glaseri), durch welche ein Fortsatz des Hammers hindurch tritt.

Der primitive Unterkieferknorpel ändert bei den Säugethieren schon bald die Richtung der bei den übrigen Wirbelthieren eingeschlagenen Differenzirung. Das obere mit dem in den Ambos umgewandelten Quadratum articulirende Ende bildet einen gleichfalls zum Hörapparate tretenden Knochen, den Hammer (Fig. 209. *m*). Dieser entspricht somit dem Articulare des Unterkiefers der übrigen Wirbelthiere, oder: das Articulare ist zum Hammer geworden. Vom Hammer aus erstreckt sich, auch wenn letzterer bereits ossificirt, ein Knorpelfortsatz abwärts, an dessen Aussenfläche ein Belegknochen sich bildet. Wir erkennen in diesem in der Medianlinie mit dem anderseitigen zusammenstossenden Stücke das Dentale der niederen Wirbelthiere. Bei den Säugethieren scheint es der einzige, jedenfalls der hauptsächlichste Belegknochen des primitiven Unterkieferknorpels zu sein, und dieses Stück bildet den gesammten Unterkiefer, der an der untern Fläche der Jochfortsatzwurzel des Squamosum seine Articulationsstelle mit dem Schädel findet. Somit liegt hier eine ganz andere Bildung vor, während die ursprüngliche keineswegs ganz aufgelöst ist, sondern in anderen functionellen Beziehungen forterhalten wird. Der vom Hammer auslaufende Knorpelfortsatz (Meckel'scher Knorpel) Fig. 209. *p*) verläuft noch einige Zeit an der Innenfläche des knöchernen Unterkiefers, schwindet aber dann, und nur der innerhalb der Paukenhöhle bis zur Glaser'schen Spalte verlaufende Theil erhält sich durch Verknöcherung und bildet den sogenannten Processus Folianus des Hammers. Die frühzeitige Differenzirung, sowie die relativ bedeutende Grösse der genannten Gehörknöchelchen bestätigen, dass in ihnen in niederen Zuständen voluminöser entfaltete Skelettheile zu erkennen sind.

Fig. 209.

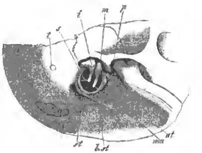


Fig. 209. Seitliche Ansicht des Schadels eines menschlichen Fötus mit den Gehörknöchelchen. Ein Theil der oberen Begrenzung der Paukenhöhle, sowie das Trommelfell ist weggenommen. *at* Annulus tympanicus, von welchem ein Stück des oberen Abschnittes entfernt ist. *m* Hammer. *ma* Manubrium des Hammers. *p* Processus Meckelii, an der Innenseite des Unterkiefers sich hinziehend. *i* Ambos. *s* Steigbügel. *st* Processus styloides. *l.st* Ligamentum stylohyoideum zum vorderen Horn des Zungenbeins ziehend. *l* Foramen mastoideum.

Die beiden Hälften des Unterkiefers bleiben bei einer grossen Anzahl von Säugethieren getrennt, bei anderen verschmelzen sie bald, wie bei Perissodactylen, bei den Chiropteren, den Affen und beim Menschen. Niedere Formzustände sprechen sich im geraden Verlauf des Unterkiefers der Monotremen aus. Diesen fehlt ein deutlicher Processus coronoides, der auch bei Anderen z. B. bei Walthieren nur angedeutet ist.

Das aus dem oberen Abschnitte des primitiven Zungenbeinbogens hervorgehende Stück (Hyomandibulare der Fische) bleibt in ähnlichem Verhalten wie bei den Amphibien und Reptilien, indem es ein der Fenestra ovalis aufsitzendes Knöchelchen, den **Steigbügel**, vorstellt. Dieser tritt aber nicht in directe Verbindung mit dem Trommelfell, sondern bleibt vielmehr in der schon bei Fischen (Selachiern) erworbenen Verbindung mit dem Palato-Quadratum, nämlich mit dem aus diesem hervorgegangenen Ambos.

Ueber das Primordialcranium der Säugethiere vergl. H. Spöndli, Diss. Zurich 1846.

Das Knorpelcranium der Säugethiere geht an seinem vorderen Abschnitte in definitive Knorpeltheile über. Hieher gehört die knorpelige Nasenscheidewand. Auch die Knorpel der äussern Nase sind theilweise hieher zu rechnen, und lassen sich auch, insofern sie discrete Stücke vorstellen, auf ähnliche, bereits an Fischen vorkommende Knorpelstücke (Nasenknorpel der Selachier) beziehen. Für die Vergleichung des ethmoidalen Abschnitts der Säugethiere mit jenem niederer Wirbelthiere hat man sich zunächst eine Reduction der bei den letzteren vorkommenden mächtigeren Knorpelmasse auf die senkrechte Nasenscheidewand vorzustellen. Letztere wird dann von dem Ethmoidale medium der Fische abzuleiten sein. — Bei bedeutenderer Ausdehnung der knorpeligen Nase kann in ihr eine selbständige Ossification zu Stande kommen, wie sie z. B. im Rüsselknochen des Maulwurfs besteht. Als accessorische Ossification ist auch das vor dem Nasenbein liegende Praenasale der Faulthiere zu bezeichnen.

Für die Deutung der aus den ersten Visceralbogen gebildeten Theile, und die Vergleichung derselben mit Theilen des Kiefergerüstes niederer Wirbelthiere sind die Untersuchungen von Meckel und Huschke, vorzüglich aber jene Reichert's (De embryonum arcubus sic dictis branchialibus. Berol. 1836 in Arch. A. Ph. 1837. S. 120) von grosser Wichtigkeit. Erneute Untersuchungen der Metamorphosen dieser Theile werden durch die von Peters (M. B. 1868. 69) gemachte Einsprache wünschenswerth.

Aus der Vergleichung des **Ambos** der **Säugethiere** mit dem **Quadratum** der Reptilien und Vögel, darf man keine Schlüsse auf nähere Verwandtschaft ziehen, denn der Ambos verbindet sich mit dem Schädel keineswegs auf dieselbe Art wie das Quadratbein. Seine Verbindung kommt durch das dritte Gehörknöchelchen, den Stapes, zu Stande, und wenn wir letzteren, wie nachweisbar, von der Columella der Amphibien etc. ableiten, so finden wir bei den Säugethieren ganz andere Beziehungen der Gehörknöchelchen als bei den Amphibien und Reptilien zwischen den homologen Theilen bestehen. Indem der Stapes einem Fortsatz des Ambos sich verbindet, wird bei Aufrechthaltung der Homologie zwischen Ambos und Quadratum nach einem mit letzterem genetisch zusammenhängenden Knochen gesucht werden müssen, und einen solchen finden wir im Hyomandibulare der Fische. Dieses allein wird, wie bereits Huxley angegeben hat, dem Stapes verglichen werden können, und dann dürfte im Ossiculum lenticulare ein Rudiment des Symplecticum zu erkennen sein. Der obere Theil des zweiten Visceralbogens tritt also auch bei den Säugethieren wie bei den Fischen in engere Beziehungen zum primitiven Kieferapparat. Der letztere bleibt aber nur bei den Fischen persistent, während er bei den Säugethieren in andere Functionen gelangend, sich rückgebildet darstellt. Es genügt die Thatsache, dass das Verhalten der letzteren

jenen der Fische entspricht, und nicht jenen der Amphibien, Reptilien und Vögel, um die letztgenannten Classen von der naheren Verwandtschaft auszuschliessen, und diese vielmehr in dem indifferenten Zustande zu suchen, wie er bei Fischen, namlich bei den Selachiern, gegeben ist.

Von den zahlreichen Modificationen, welche der Saugethierschädel in den einzelnen Abtheilungen erleidet, ist jene einiger im Wasser lebender Säugethiere die merkwürdigste. Schon bei den *Sirenen* sind in der mächtigen Entfaltung der Kiefertheile (Praemaxillaria), wie durch die auf die Schadeloberfläche gerückten äusseren Nasenöffnungen von andern sehr abweichende Einrichtungen gegeben, mehr aber noch trifft sich dies bei den *Cetaceen*. Das wichtigste Moment dieser Veränderung ist in der Verkümmerung der Ethmoidalregion zu suchen. Die bei Entfaltung der letzteren an der Basalfläche des primordialen Craniums liegenden Theile, rücken an die vordere Fläche des eigentlichen Craniums. So nimmt das Ethmoid zur Schädelhöhle eine senkrechte Stellung ein, und stellt einen fast platten Knochen dar, an dem entsprechend der Verkümmerung des Olfactorius die Lamina cribrosa nur angedeutet ist. Von dieser Platte entspringt die, beide Nasenräume trennende, zum grossen Theile knorpelige Lamina perpendicularis, auf welche sich der lange, von Maxillare und Praemaxillare umschlossene Vomer anlagert. Labyrinthe und Muscheln fehlen. Die sehr verbreiterten Frontalia tragen nur wenig zur Begrenzung der Schädelhöhle bei, und werden zum grossen Theile vom Maxillare überlagert. Auch das Praemaxillare erstreckt sich sehr weit auf den Schädel bis zum Frontale, und begrenzt die äusseren Nasenöffnungen. Rudimentär sind die Nasalia, die zuweilen den Stirnbeinen aufgelagert sind. Die Parietalia sind zur Seite gedrängt, indem Interparietale und Occipitale superius zwischen sie treten. In der Sphenoidalregion finden sich mehr untergeordnete Eigenthümlichkeiten. Das Petrosum ist zuweilen von der Schädelhöhle ausgeschlossen, meist ist es mit dem Tympanicum lose verbunden, welches eine massive Knochenkapsel vorstellt. Das Squamosum bildet, das Unterkiefergelenk tragend, einen seitlichen Fortsatz des Schädels, und reicht dicht an einen ähnlichen Fortsatz des Frontale. Unter diesem erstreckt sich ein dünnes Jugale zum Maxillare. Die Pterygoidea vereinigen sich häufig in einer Naht und begrenzen die Choanen. Auch der Unterkiefer der Cetaceen bietet ein abweichendes Verhalten, indem jede Hälfte einen weiten mit Fett gefüllten Raum umschliesst, der sich nach hinten weit öffnet. Es besteht dadurch grosse Uebereinstimmung mit der ersten Anlage, sowie eine grosse Aehnlichkeit mit dem Dentale der niederen Wirbelthiere. Assymetrische Form des Schädels kommt verbreitet bei den Delphinen vor.

Als eine Eigenthümlichkeit der Stirnbeine der Wiederkäuer sind die von diesen ausgehenden Fortsätze anzusehen, die über verschiedene Familien verbreitet sind, bald als Geweihe, bald als Gehörne erscheinen, je nachdem sie eine vergängliche Integumentschichte oder einen bleibenden Ueberzug mit einer dicken Hornschichte besitzen.

Ausser den bereits oben (S. 632) citirten Schriften für den Schädel der Wirbelthiere sind noch anzuführen: Hallmann, Die vergleichende Osteologie des Schläfenbeins. Hannover 1837. Köstlin, Der Bau des knöchernen Kopfes. Stuttgart 1844. Von historischer Bedeutung: G. Fischer, Ueber d. versch. Form der Intermaxillarknochen. Leipzig 1800. Goethe, Ueber die Zwischenkiefer. Acta Acad. Leop. Car. XV. 1.

Visceralskelet.

§ 196.

Den als Rippen unterschiedenen unteren Bogen ähnlich findet sich am vordersten Theile des Axenskeletes der Wirbelthiere ein System von ventral angeordneten Bogenbildungen, welche als Stützorgane des auch der Athmung

dienenden ersten Abschnittes des Nahrungscanales fungiren. Ihre Zahl und damit die ganze Ausdehnung des Apparates nach hinten hängt von der Ausdehnung jenes respiratorischen Raumes ab. Diese Gebilde treten **in zwei sehr verschiedenen Typen** auf. Der **erste** besteht bei den *Acrania* (Leptocardiern). Hier besitzt jenes Gerüste an seinem vordersten Theile einen Knorpelbogen, welcher die Mundöffnung umzieht, und mit nach vorne gerichteten Knorpelstäbchen besetzt ist. Der übrige Apparat ist aus einer abgeschiedenen Substanz gebildet, welche ähnlich wie bei Balanoglossus unter den Würmern (S. 248), ein Gitterwerk vorstellt. Das Kiemengitter jeder Seite ist gesondert und ein ventraler Zusammenhang fehlt. Auf diese Einrichtung kann der **zweite Typus** nicht unmittelbar bezogen werden. Er wird in seinem ersten Zustande nur durch Knorpelgewebe dargestellt, seine Bogen sind in geringer Zahl vorhanden, und bieten bei streng symmetrischer Vertheilung auf beiden Seiten meistentheils einen ventralen Abschluss. Durch diese Eigenschaften werden ebenso viele Verschiedenheiten von dem Visceralskelet der Leptocardier dargestellt. Diesen zweiten Typus treffen wir bei den *Cranioten*. Er wird durch ein System knorpeliger Bogen gebildet, welche gegen die ventrale Fläche sich einander nähern, oder auch dort unter einander entweder direct oder durch unpaare Schlusstücke verbunden sind.

Bei den *Cyclostomen* besteht das Visceralskelet aus complicirteren Knorpelleisten, die jederseits sowohl oben an der Seite des Rückgrates, als unten unter sich in Zusammenhang stehen. Ihre oberflachliche Lagerung lässt sie als **äusseres Kiemengerüste** bezeichnen; von diesem sind auch noch bei Selachiern zuweilen sehr deutliche Spuren vorhanden, obgleich bereits ein anderer **innerer** Stützapparat besteht. Der letztere wird von da an durch die ganze Reihe der Wirbelthiere ausschliesslicher Repräsentant des Visceralskelets.

Die einzelnen Bogenpaare bieten von nun an ungleichartige Bildungen dar, und eine immer weiter greifende Differenzirung lässt besonders die vorderen Bogen in sehr verschiedene Functionen treten, und gestaltet damit auch ihre anatomischen Verhältnisse um. Der erste dieser Visceralbogen umzieht den Eingang in den Nahrungscanal. Er gliedert sich in zwei Stücke, von denen das obere dem Schädel anlagert, oder ihm doch mittelbar verbunden ist. Es bildet das Palato-Quadratum. Das zweite untere Stück schliesst mit dem der andern Seite die Mundöffnung von unten ab, und stellt den primitiven Unterkiefer vor. Dieser Theil des Visceralskelets ist bereits beim Schädel betrachtet

Fig. 210.

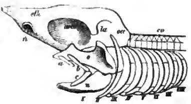


Fig. 210. **Schädel und Visceralskelet** eines *Selachiers* (Schema). *a, b, c* Lippenknorpel. *I* Kieferbogen. *o* Oberer, *u* unterer Abschnitt. *II* Zweiter Visceralbogen. *III—VIII* Kiemenbogen.

worden, da er mit ihm allmählich in enge Verbindung tritt. Die folgenden Bogenpaare werden entweder als Stützen der Kiemen verwendet oder sie gehen eine Reihe anderer Modificationen ein. Wir wollen sie zum Unterschiede vom vorderen Bogen als Kiemenbogen bezeichnen. Die sämmtlichen Bogen nehmen ihre Entstehung in Anlagen, die als vom Axentheil des Körpers ausgehende Wucherungen erscheinen, und spangenartig zwischen den Kiemenspalten sich hinziehen. Nur bei den Fischen treten in allen auf jene Weise gestalteten weichen Visceralbogen Skelettheile auf. Schon bei den Amphibien ist die Zahl beschränkt, und noch mehr bei Reptilien und Vögeln gemindert. Ebenso ist bei den Säugethieren eine fernere Reduction aufgetreten, so dass nur die drei ersten jener Bogen Skelettheile hervorgehen lassen, von denen die des dritten nur auf den ventralen Abschnitt reducirt sind. Somit stellen die letzten Bogen bei den höheren Wirbelthieren nur vorübergehende Bildungen vor, die als Erbstücke die Verwandtschaft mit den niederen Abtheilungen bezeugen.

Der gesammte Bogenapparat des Visceralskeletes wird auf die respiratorische Function bezogen werden müssen, indem Grund zu der Annahme besteht, dass ursprünglich alle Visceralbogen Kiemen tragen. Dies stützt sich auf das Vorkommen einer Visceralspalte zwischen dem ersten und zweiten Visceralbogen, die bei vielen Selachiern und auch bei Ganoiden als sogenanntes »Spritzloch« fortbesteht und bald nur vorübergehend, bald bleibend mit einem Kiemenrudimente ausgestattet ist. Dieses besitzt eine ähnliche Stütze von Knorpel wie die übrigen Kiemenbogen, und wenn derselbe häufig eine Knorpelplatte (Spritzlochknorpel) vorstellt, so ist hierin eine Reduction zu erkennen, die ganz der Rückbildung dieser Spalte selbst conform ist.

Als gemeinsame Einrichtung für sämmtliche Visceralbogen besteht die ventrale Verbindung mit unpaaren Stücken, den Copulae. Die einzelnen Bogen bieten stets eine Gliederung in mehrfache, meist beweglich unter einander verbundene Abschnitte. Die Beschaffenheit dieser Bogen richtet sich nach dem übrigen Skelete, so dass sie bald knorpelig, bald knöchern erscheinen.

Ein vorderstes Bogenpaar erhält sich nur spurweise in den »Lippenknorpeln« der Selachier, vom ersten nur das obere, vom zweiten auch noch ein unteres Stück, beide den Kiefern angeschlossen, und auch das zweite nicht in medianer Vereinigung. Ihre grosse Verbreitung bei Selachiern, auch ihr Vorkommen bei Chimaera, lässt sie als typische Skelettheile beurtheilen, wenn sie auch nicht auf die übrigen Abtheilungen der Fische (Ganoiden und Teleostier), wenigstens nicht in knorpeligem Zustande, sich vererbt haben. Diese Beschränkung gibt uns einen Grund, die gesammte Reihe der Visceralbogen nicht mit ihnen zu beginnen, sondern mit einem, durch alle höheren Abtheilungen vorhandenen, den wir bereits beim Schädel als »Kieferbogen« unterschieden. Der folgende Bogen ist zwar immer direct am Schädel befestigt, sein oberster Abschnitt geht jedoch häufig Verbindungen mit den Kieferstücken ein, so dass die Fortsetzung des Bogens scheinbar am Kieferapparat entspringt. Bei Chimaera und vielen Selachiern besteht diese Anlagerung an das Cranium ohne Verbindung mit dem Oberkieferstücke

(Palato-Quadratum). Bei einem Theile der Selachier (Haie) legt sich das obere Stück dieses Bogens zugleich ans Palato-Quadratum, und gliedert sich schärfer vom unteren ab, zuweilen wieder in zwei Stücke getheilt, wie auch bei den Stören. Indem diese beiden Stücke, die ursprünglich Theile jenes vordersten Bogens sind, sich inniger mit dem Palato-Quadratknorpel oder, wie bei den Ganoidei holostei und den Teleostiern, mit den aus und auf jenem entstandenen Knochen verbinden, werden sie zu Trägern des Kiefer-Gaumenapparates und bilden den »Kieferstiel«. Sie werden als Hyomandibulare und Symplecticum unterschieden (vergl. oben beim Schädel).

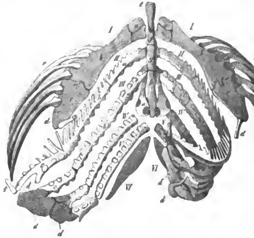
Die folgenden Bogen stehen in keiner directen Beziehung zum Kopfskelet, sondern sind mit ihren dorsalen Gliedstücken der Schädelbasis, theilweise auch dem Anfange des Rückgrates lose angeheftet. Die Gesammtzahl dieser Bogen beläuft sich auf 6 (7—8 bei Notidaniden). Der ersterwähnte, an seinem oberen Stücke mehrfach modificirte, zeigt häufig eine Vergrösserung seiner Copula, und bildet, da letztere eine Stütze der Zunge abgibt, den Träger des Zungenbeines oder den Zungenbeinbogen (Fig. 210. *H*). Bei den Selachiern und Chimären besitzt dieser Bogen noch seine ursprüngliche Bestimmung als kiementragender Skelettheil, indem von ihm ausgehende, in Radien getheilte Knorpelplättchen die Vorderwand der ersten Kiementasche stützen. Diese Beziehung ist sowohl bei den Ganoiden als Teleostiern zurückgetreten, da jene Kieme auf den Kieferstiel oder vielmehr auf den damit verbundenen Opercularapparat sich gelagert hat, und als Kiemendeckelkieme nur bei Ganoiden respiratorische Function behält.

An der Stelle der Knorpelradien finden sich knöcherne Strahlen (Fig. 211 I. *r.*), (Radii branchiostegi), zwischen denen eine den gesammten Kiemenapparat deckende Membran sich ausspannt. Aus diesem Kiemenbogen wird somit ein Schutzorgan des Athmungsapparates. Wenn wir sehen, dass die bei den Selachiern vorhandenen knorpeligen Strahlen des Zungenbeinbogens bei den Teleostiern durch knöcherne Gebilde ersetzt sind, so wird man in der Erwägung, dass das zum Hyomandibulare der Knochenfische werdende Stück gleichfalls Knorpelstrahlen trägt, oder eine in Strahlen auslaufende Knorpelplatte, das dem Hyomandibulare der Ganoiden und Teleostier aufsitzende Operculum (siehe oben S. 644) als eine aus Kiemenstrahlen hervorgegangene Bildung betrachten müssen. Das Vorkommen einer »Kiemendeckelkieme« bestätigt diese Auffassung. Die Homologie der Kiemenstrahlen mit dem Operculum wird ferner durch das Verhalten der Störe erwiesen, indem bei Spatularia die Radii branchiostegi durch ein dem Operculum fast ganz gleiches Knochenstück vertreten sind.

Die folgenden Bogenpaare behalten ihre respiratorischen Beziehungen länger. Sie finden sich zu fünf, selten sechs. Erstere Zahl ist die ausschliessliche bei Knochenfischen. Während die ersten dieser Bogen (Fig. 211. I. II. III.) sich noch regelmässig an Copulae (*c. g.*) ansetzen, sind die letzten meist zu mehreren Paaren (IV. V.) mit einem Stücke (*a*) vereinigt und bieten immer, sowohl was die Zahl als die Länge ihrer Gliedstücke angeht, Rückbildungen dar. Gewöhnlich besitzt das letzte Paar (VI.), nur aus einem einzigen Stücke jederseits bestehend, gar keine Kieme, auch am vor-

letzten kommt häufig nur ein einseitiger Besatz mit Kiemenblättchen vor; dagegen entwickeln sich am letzten häufig Zahnbildungen, so dass dieser Theil als Kauapparat fungirt. Auch die dorsalen Gliedstücke (*d, d, d*) vorderer Bogen gehen solche Modificationen ein, und entfernen sich damit von ihrer ursprünglichen Bedeutung.

Fig. 211.



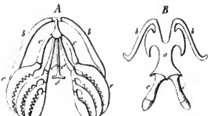
Aehnlich wie der Zungenbeinträger bei den Selachiern mit Knorpelanhängen ausgestattet war, bieten auch die folgenden Bogen in dieser Abtheilung einen Besatz knorpeliger Strahlen, durch welchen die Wandung der Kiementasche gestützt wird. Hieher ist auch der bereits vorerwähnte Spritzlochknorpel zu rechnen. Er stellt die Kiemenstrahlen des ersten Visceralbogens (Kieferbogen) vor. Auch diese Gebilde sind bei den Ganoiden und Teleostiern rudimentär geworden, und erscheinen als feine Knorpellamellen zwischen den Reihen der Kiemenblättchen. Dagegen bilden sich auf der Innenfläche der Bogen Reihen von Höckern oder Stacheln, welche von Seiten des Schleimhautüberzuges hervorgingen, und dadurch den Zahnbildungen sich anreihen.

Bedeutend wird die Reduction des Kiemenskeletes bei den **Amphibien**, von denen die einer Metamorphose unterworfenen mit einer Aenderung der Lebensweise die allmähliche Umwandlung auch dieses Apparates

Fig. 211. Visceralskelet (Zungenbein und Kiemenbogengerüste) von *Perca fluviatilis*. *I—VI* Bogenreihen; der erste Bogen (*I*) zum Tragapparat des Zungenbeins, die vier nächsten (*II—V*) zu Kiemenbogen und der letzte (*VI*) zu den unteren Schlundknochen umgewandelt. *a, b, c, d* Die einzelnen Glieder der Bogen. Das oberste Stück (*d*) der Kiemenbogen stellt die Ossa pharyngea superiora dar. *r* Radii branchiostegi. *e f g h* Verbindungsstücke (Copulae) der seitlichen Bogen, das vorderste davon als Zungenbein auftretend. (Nach Cuvier.)

in andere Organe wahrnehmen lassen. Bei den Perennibranchiaten erhält sich derselbe Apparat, der bei den Uebrigen nach vollendeter Larvenperiode sich rückbildet. Am vollständigsten besteht er nach der Metamorphose bei den Derotremen fort. Bei Allen wird dieser Skeletcomplex aus vier oder fünf Bogenpaaren gebildet, von denen das erste wie bei den Fischen als Zungenbeinbogen (Fig. 212 *A. b*) zu deuten ist. Die folgenden Bogen vereinigen sich in eine gemeinsame Copula. Die letzten drei erreichen selbst diese nicht selbständig, sondern sind unter sich verbunden. Zu der Reduction der Bogen tritt somit eine noch bedeutendere der Copulae. Von dieser Einrichtung bleibt nach der Metamorphose nur der Zungenbeinbogen (Fig. 212. *B. b*) vollständig bestehen. Er verbindet sich mit der meist ansehnlicher verbreiterten Copula (*a*), welche damit zum Körper des Zungenbeins wird. Vom zweiten Bogen erhält sich nur bei den Salamandrinen ein grösseres Stück, und vom dritten ein kleines, indess bei den Anuren eine jederseits die sämmtlichen Kiemenbogen aufnehmende Knorpelplatte sich mit der Copula zu Einem Stücke verbindet. Diesem sind dann aus den Enden der ursprünglich paarigen Platte entstehende stabförmige Stücke (Columellae) angefügt (Fig. 212. *B. c.*)

Fig. 212.



Die hier wahrnehmbaren Umwandlungen des Kiemenskelets mit der Aenderung seiner Verrichtung geben ein sprechendes Beispiel ab für den mächtigen Einfluss der Anpassung an äussere Lebensbedingungen auf die innere Organisation; sie verknüpfen zugleich die Gestaltung des Visceralskelets der mittelst Kiemen athmenden Wirbelthiere mit jener, die bei den niemals Kiemen besitzenden Abtheilungen herrschend geworden ist.

Das bei *Amphioxus* angeführte knorpelige Mundskelet hat keine Verbindung mit dem Axenskelet, es gehört nur dem Munde an, und kann aus kreisförmig stehenden Stäbchen, die an ihrer Basis durch Verbreiterung aneinanderstossen, zusammengesetzt gedacht werden. Die Einrichtung ist eine bis jetzt gänzlich isolirte, und nicht in höhere Zustände fortgesetzt. Letzteres gilt auch für das Kiemengitter, welches nur mit dem bei Wirbellosen vorhandenen Apparate vergleichbar ist und dadurch eine Verwandtschaft mit Balanoglossus, auch mit den Tunikaten, ausdrückt. Die vielleicht aus einer chitinartigen Substanz bestehenden Stäbchen gehen theilweise bogenförmig in einander über, andere dagegen enden frei, jedoch so, dass immer einfache und solche, die sich gabelig theilen, alterniren. Die Gabelenden wenden sich gegen die benachbarten und versuchen damit eine Spitzbogenbildung. Diese untere Bogenbildung der Stäbchen alternirt

Fig. 212. *A* Zungenbein und Kiemenbogen einer Larve von *Salamandra maculosa*. *b* Zungenbeinbogen. *c c'* Kiemenbogenträger. *d* Hinterer Anhang der Copula. (Nach Rusconi.) — *B* Zungenbein von *Bufo cinereus*. *a* Zungenbeinkörper (Copula). *b* Hörner des Zungenbeins. *c* Reste der Kiemenbogen. (Nach Dugès.)

zwischen beiden Seiten, indem je ein Bogen einer Seite zwischen zwei Bogen der andern Seite gerichtet ist. Die Zahl dieser Bogen erhebt sich auf 40—50. Je drei der Stäbchen verbinden sich durch Querleisten, deren bis gegen 9 an einem Bogenfenster vorkommen.

An dem hiervon ganz verschiedenen Kiemengerüste der *Cyclostomen* ist abgesehen von der knorpeligen Beschaffenheit eine Sonderung der Bogen in einen dorsalen und einen ventralen und endlich einen dazwischen liegenden Theil bemerkenswerth. Nur an letzterem besteht ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen diesen drei Theilen. Die mittleren Stücke sind bei Petromyzon sämmtlich über und unter den äusseren Kiemenöffnungen unter einander verbunden, und stellen ein für letztere bestimmtes Gerüste her. Vom letzten der 8 Bogen geht eine in Strahlen auslaufende Knorpelplatte medianwärts, und umfasst den Herzbeutel.

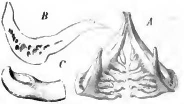
Von diesem complicirten Apparate sind die oben und unten unter einander durch eine Längsleiste vereinigten Stücke in das äussere Kiemenskelet der Selachier übergegangen. Wenn man sich jedes dieser Stücke verlängert denkt, so dass die oberen nach unten, die unteren nach oben sich fortsetzen, erhält man die bei Selachiern vorkommenden Verhältnisse. Daraus erklärt sich zugleich, weshalb jene Bogen bei Selachiern nicht aus Einem Stücke gebildet werden, dass sie vielmehr getrennt sind, und dass ihre beiden Theile aneinander vorüber laufen. Dieses äussere Kiemenskelet ist bei den Rochen verschwunden. Bei Haien hat es Rathke beschrieben von Acanthias, Galeus, Scyllium. Ich finde es sehr entwickelt bei Zygaena und Heterodontus, wenig bei Heptanchus. Für die oben als vorderste Visceralbogenrudimente aufgeführten Lippenknorpel der Selachier kann noch nicht sicher bestimmt werden, ob sie dem äusseren oder inneren Visceralskelet angehören. Die Auflagerung auf die Kieferbogenstücke ist nicht unbedingt zu Gunsten der Annahme des ersteren Falles entscheidend, da die bedeutende Volumsausdehnung der Kieferbogen jene Lagerung ebenso gut hervorgerufen haben kann.

Am inneren Kiemenskelet und dem das Zungenbein tragenden Bogen bieten sich bereits bei den Selachiern ziemliche Verschiedenheiten, die bei den Teleostiern noch bedeutender werden. Was den Zungenbeinbogen betrifft, so ist bei den Torpedines bereits das obere Stück als Hyomandibulare zum Palato-Quadratum getreten. Bei den Ganoiden und Teleostiern geschieht die Verbindung am Hyomandibulare, oder zwischen ihm und dem Symplecticum. Bei den Haien besteht der unter dem Hyomandibulare gelegene Abschnitt des Bogens jederseits nur aus einem Stücke, bei den Rochen aus zwei, bei Ganoiden und Teleostiern sind 4 Stücke vorhanden, von denen das oberste als Styloid bezeichnet wird. Die Copula fehlt bei Torpedo, wo jeder Bogen sich mit den ersten Kiemenbogen verbindet. Bei Raja wird sie durch ein schmales Stück vorgestellt, bei den Haien bildet sie einen bedeutenden, die Zunge stützenden Vorsprung, ebenso bei Chimaera. Bei den Teleostiern liegt ein als Os entoglossum benanntes Stück vor der Verbindungsstelle beider Bogen.

Hinter den auf das Zungenbein folgenden fünf Bogen findet sich bei vielen Haien ein Rudiment eines sechsten (Stannius), was mit der bei Notidaniden vorhandenen Vermehrung stimmt. Die Gliederung jedes Bogens in vier Stücke ist als allgemein verbreitet anzusehen. Wenn an den hinteren Bogen eine Minderung stattfindet, beruht sie auf einer Reduction, welche die dorsalen Stücke betraf. Die beiden mittleren Stücke sind die ansehnlichsten, sie tragen die Kiemen. Bei den Selachiern sind sie mit den Knorpelstrahlen besetzt. Die Copulae der Kiemenbogen sind bei den Selachiern durch ungleichartige Volumsentwickelung ausgezeichnet, die vorderen fehlen entweder oder werden durch kleine Knorpel repräsentirt, indess die hinterste eine sehr beträchtliche, nach hinten verlängerte Knorpelplatte bildet. Diese nimmt dann die einzelnen (bei manchen Rochen verschmolzenen), Endglieder der Bogen auf, und kann sich auch weiter nach vorne erstrecken (Pristis). Gleichartiger treten die meist zu dreien vorhandenen Copulae bei Ganoiden und Teleostiern auf. Bei ersteren gibt sich durch die Ausdehnung der

letzten Copula nach hinten (Acipenser, Amia) ein Anschluss an die Selachier zu erkennen. Bei den Andern ist gerade der hinterste Abschnitt am wenigsten entwickelt, so dass das letzte, rudimentäre Bogenpaar zusammentrifft. Daraus leitet sich die Verbindung dieser beiden Stücke (Ossa pharyngea inferiora) ab, welche die Pharyngognathi charakterisirt. Andererseits kann dieses letzte Rudiment mit Entwickelung seiner Zahnbildung eine bedeutendere Grösse erreichen, wie es als »Os pharyngeum inferius« (s. Fig. 213) z. B. der Cyprinoiden erscheint. — Andere Modificationen einzelner Theile des Kiemengerüstes gehen mit verschiedenartigen Umbildungen der Kiemen selbst einher, und lassen accessorische Kiemenorgane hervorgehen. Bei den Labyrinthfischen ist das zweite Stück des ersten Kiemenbogens mit dünnen, vielfach getheilten und gewundenen Lamellen ausgestattet, die ein labyrinthartiges Organ herstellen, das für die Athmung von Bedeutung wird. Vergl. Peters, A. A. Ph. 1853. S. 427. Hyrtl, D. W. XXI. Bei Clupeiden gehen andere hieher gehörige Gebilde vom obern Stücke des vierten Kiemenbogens aus. (Vergl. bei den Athmungsorganen).

Fig. 213.



Die Zahl der Bogen des Visceralskelets beträgt fünf bei Siredon, Siren, den jungen Cöcilien und den Larven der Salamandrinen und der Anuren; vier bestehen bei Proteus und Menobranchus. Die Copula des Zungenbeinbogens trägt zugleich die Kiemenbogen. Nur bei den jungen Cöcilien sind die Bogen durch zwei Copulae verbunden, welche Verbindung sich später theilweise zu lösen scheint. Bei Proteus und Siren geht von der Copula eine Knorpelplatte wie ein Entoglossum nach vorne ab, sie ist die vorgeschobene Copula des Zungenbeinbogens. Nach hinten schliesst sich bei allen Perennibranchiaten wie bei den Salamanderlarven noch ein besonderes Stück an, bald in radiäre Fortsätze, bald in ein queres Ende auslaufend. Bei Salamandra trennt sich dieser Endtheil später ab, und wird als selbständiges Skeletstück (Os thyreoideum, v. Siebold) angetroffen. Die Ablösung des Zungenbeinbogens vom übrigen Theile des persistirenden Visceralskelets bildet eine bedeutende Eigenthümlichkeit der Salamandrinen, die auf das gänzliche Verschwinden dieses Bogens hinweist, wie wir es in anderen Abtheilungen treffen.

Wie sich in der Minderung der Zahl der Visceralbogen eine Rückbildung im Vergleiche mit den Fischen ausdrückt, so ist eine solche auch in der geringen Zahl der Glieder der Bogen zu erkennen. Deren sind am Zungenbein höchstens zwei, an den Kiemenbogen höchstens drei vorhanden. Durch die Verbindung der hinteren Kiemenbogen mit den vorderen erhält der ganze Apparat einen von den Fischen verschiedenen Habitus. — Als wichtigste Schrift vergl. Rathke, Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere. Riga und Dorpat 1832. Für Coecilia J. Müller, A. A. Ph. 1835. Ausserdem Cuvier und Dugès für Amphibien im Allgemeinen und Fischer (Anatom. Untersuch. Hamburg 1864) für Urodelen insbesondere.

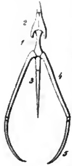
§ 197.

Durch den Besitz von bleibenden oder vergänglichen Kiemen bieten die Amphibien ihr Visceralskelet in derselben functionellen Beziehung wie jenes der Fische. Die mit dem Schwinden der Kiemen auftretende Reduction

Fig. 213. *A* Die beiderseitigen letzten Kiemenbogenrudimente von *Barbus fluviatilis* von hinten und oben gesehen. *B* Eines in seitlicher Ansicht. *C* Ein einzelner Zahn. (Nach Heckel und Kner.)

macht aber verständlich, dass dieser Apparat bei den zu keiner Zeit Kiemen besitzenden Wirbelthieren nicht mehr vollständig erscheint. Die bei den Amphibien erst im Individuum auftretende, also erworbene Rückbildung erscheint in den höheren Classen als ein vererbter Zustand. Was vom reichen Kiemenskelet der Fische sich ferner noch entwickelt, leistet vorzüglich Stützfunction für die Zunge und wird als Zungenbein bezeichnet. Die Copulae bilden dessen »Körper«, an dem die Bogenreste als »Hörner« befestigt sind. Die den vorderen Bogen des Zungenbeins bildende gleichartige Anlage differenzirt sich allmählich in einen dem Schädel angelagert bleibenden und einen davon sich ablösenden Abschnitt. Der letztere bildet das vordere Horn des Zungenbeins. Das am Schädel, und zwar an der Seite der Gehörkapsel, liegenbleibende Stück bildet sich zu einem zum Gehörapparate tretenden Knöchelchen aus, welches bei den Reptilien und Vögeln als »Columella«, bei den Säugethieren als »Steigbügel« bezeichnet wird. Dieser Verhältnisse ist bereits oben beim Schädel gedacht worden.

Fig. 214.



Der einfache, selten aus mehreren Stücken bestehende Körper ist bei den *Reptilien* mit zwei bis drei, oft nur sehr rudimentären Bogenstücken besetzt. Die letzteren entsprechen den ventralen Gliedern des Kiemengerüstes der Fische und sind entweder einfach oder auch in zwei Stücke getheilt. Am reichsten sind die Bogen bei den Schildkröten, wo deren bis drei vorkommen, dann bei den Eidechsen; bei den Crocodilen besitzt das breite gewölbte Zungenbein nur ein einziges Paar. Nur auf einen knorpeligen Bogenrest reducirt, erscheint der Apparat bei den Ophidiern, von denen manche sogar auch diese Spuren verloren haben (Tortrix, Typhlops etc.). Ebenso sind diese Bogen bei den *Vögeln* auf ein Paar beschränkt, welches aus zwei, seltener drei Gliedern sich zusammensetzt. Sie entbehren der directen Verbindung mit dem Schädel.

Bei den Säugethieren haben sich zwei Paare von Bogen erhalten, die dem einfachen Zungenbeinkörper verbunden, als Hörner des Zungenbeines bezeichnet werden. Die vorderen Hörner sind die ansehnlichsten und verbinden sich, aus mehreren Gliedern zusammengesetzt, später mit dem Petrosum, nachdem von der ersten Anlage das oberste Stück bereits abgelöst und zum Steigbügel geworden ist. Indem einzelne der mittleren Glieder nur durch ein Ligament vertreten werden, kommt eine Trennung des ersten Bogens zu Stande, so dass dann das oberste Stück, wenn es, wie beim Orang und beim Menschen, mit dem Petrosum verschmilzt, als Griffelfortsatz des letzteren sich darstellt. In diesem Falle wird der übrige Theil durch das Ligamentum stylo-hyoideum gebildet, und am Zungenbeinkörper bleibt der Rest des Bogens als ein unansehnliches, häufig nicht einmal verknöcherndes Stück befestigt. Die hinteren Hörner sind immer nur durch ein einziges Glied gebildet, bei den meisten Säugethieren die kleineren, selten fehlen

Fig. 214. Zungenbeinapparat des Haushuhnes. 1 Zungenbeinkörper (Copula). 2 Os entoglossum. 3 Kiel. 4 Vorderes, 5 hinteres Glied des Zungenbeinhornes.

sie ganz, wie bei manchen Nagern und Edentaten: bei den Affen übertreffen sie wie beim Menschen die vorderen Hörner an Grösse; sie verbinden sich zugleich durch besondere Bänder (Ligg. hyo-thyreoidea) mit dem Schildknorpel des Kehlkopfs.

Das Zungenbein der *Schildkröten* bietet nicht nur durch die Zahl seiner Bogen, sondern auch durch das ziemlich gleichartige Verhalten derselben die geringsten Modificationen vom ursprünglichen Zustand. Der Körper ist bei allen durch Breite ausgezeichnet, bleibt sehr lange knorpelig und zeigt bei Testudo u. a. Durchbrechungen. Bei Chelys und Trionyx wird er aus mehreren, zum Theile paarigen Theilen zusammengesetzt. Vor oder auch unter ihm liegt eine besondere, als Entoglossum gedeutete Platte. Von den Hörnern ist das zweite Paar das ansehnlichste. Es besteht aus je zwei Stücken bei Trionyx und Chelys und bildet dort das erste, da hier das bei Chelonia vorkommende bereits sehr kurze, bei Emys noch mehr verkümmerte erste Horn, ebenso wie bei Testudo fehlt. Das dritte Horn ist gleichfalls bei Testudo am unansehnlichsten; aus zwei Stücken besteht es bei Trionyx. Ob es aus einem Kiemenbogen hervorging, halte ich für sehr ungewiss. Viel eher möchte ich es auf die Columella des Zungenbeins der ungeschwänzten Amphibien beziehen.

Bezüglich des Zungenbeinkörpers besitzen die *Saurier* im Vergleiche mit den Schildkröten das andere Extrem in der beträchtlich schmalen Gestalt desselben. Während es immer von der Verbindungsstelle mit den Hörnern sich weiter nach vorne erstreckt, läuft es auch nicht selten nach hinten in ein paar schmale Fortsätze aus. Von den zwei Hörnern ist das vordere, knorpelige, aus zwei oder drei, im Winkel mit einander verbundenen Stücken gebildet, selten legt es sich dem Schädel an, wie bei Lacerta, Scincus Pseudopus, Anguis u. a.; das zweite Horn ossificirt häufig. Als zweites Paar werden vielleicht auch die zweigliedrigen Hörner der *Crocodile* zu deuten sein.

Das Zungenbeinrudiment der *Ophidier* entbehrt gleichfalls der Verbindung mit dem Schädel, es stellt einen dünnen, vor der Trachea vorbeiziehenden Knorpelstreif vor, der bei Engmäulern leicht übersehen wird.

Die Verlängerung des Zungenbeins der *Vögel* nach hinten erinnert an die bei Sauriern bestehenden Verhältnisse, sowie auch das Verhalten der Hörner sich daran anschliesst. Der Körper verbindet sich mit seinem Ende einem meist paarigen Entoglossum, das selten einfach ist (Anas) oder mit dem Körper verschmilzt (Struthio). Die Länge der Hörner steht mit der Hervorstreckbarkeit der Zunge in Zusammenhang, da an sie die bezüglichen Muskeln inserirt sind. Die Verlängerung des Zungenbeinkörpers der Spechte ist von dieser Seite zu beurtheilen. Die Hörner verlaufen hier nach hinten um den Schädel, und reichen von da bis zum Oberkiefer nach vorne. Ueber das Zungenbein der Vögel: G. L. Duvernoy in Mém. de la Soc. d'hist. nat. de Strasbourg II. 1835.

Die Gestalt des Körpers des Zungenbeins der Säugethiere nähert sich durch ihre Breite viel mehr dem bei den Schildkröten und Crocodilen getroffenen Verhalten als den Sauriern und Vögeln. Die Breite übertrifft die Länge, da man besondere mediane Fortsatzbildungen, wie eine solche z. B. bei Pferden, auch bei Wiederkäuern angedeutet vorkommt, hier nicht mit in Betracht ziehen darf. Eine besondere Anpassung des Zungenbeinkörpers an Einrichtungen des Kehlkopfs besteht bei manchen Affen, bei denen vom Kehlkopf Aussackungen vorkommen. Sehr gewölbt erscheint er bei Ateles, Cebus u. a., und vermittelt so die bei Mycetes vorkommende Form, die in Gestalt einer mit weiter Oeffnung versehenen Blase sich darstellt. Sie dient hier als Resonnanzapparat des Kehlkopfs. Bezüglich der Hörner ist die Trennung der hinteren bei den Monotremen zu erwähnen, die auch bei Manatus verkommt und Uebergänge zu den bereits oben erwähnten Fällen des gänzlichen Fehlens bildet. Die Gliederung der Vorderhörner in zwei Stücke liefert häufig sehr ungleiche Producte, wie z. B. bei den Pferden und

Wiederkäuern, wo das zweite Stück sowohl durch Länge als Breite ausgezeichnet ist. Diesen extremen Formen steht die bei Raubthieren vorhandene mehr gleichartige Bildung beider Gliedstucke zur Seite. Auch beim Menschen findet sich ausnahmsweise ein solches Verhalten, wobei dann der verlängerte Griffelfortsatz als oberes Stück erscheint, und meist beweglich mit dem Petrosum sich verbindet. Eine gänzliche Rückbildung der vorderen Hörner auf einen Bandstrang ist bei Mycetes beobachtet.

Für die Geschichte der Deutung der einzelnen Theile des Visceralskelets der Wirbelthiere ist interessant: Geoffroy St. Hilaire, Philosophie anatomique. Paris 1818.

Gliedmaassen.

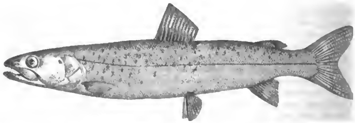
Unpaare Gliedmaassen.

§ 198.

Mit dem Axenskelete steht eine Anzahl von Skeletttheilen in Zusammenhang, welche die Stützorgane der vornehmlich als Bewegungswerkzeuge fungirenden Gliedmaassen vorstellen. Diese letzteren sind im Allgemeinen typische Fortsatzbildungen des Körpers, an denen ausser dem Skelete noch die Muskulatur betheiligt ist. Sie lassen sich nach ihrer Anordnung am Körper in paarige und unpaare unterscheiden.

Den unpaaren Extremitätenbildungen geht die Bildung einer senkrechten, vom Kopfe an bis zum After den Körper umziehenden Membran voraus, die als ein Fortsatz des Integumentes erscheint. Indem in dieser Membran feste Gebilde auftreten, gestaltet sich der blosse Hautsaum zu einem complicirten Apparate, den man als Flosse bezeichnet. Dieses Gebilde behält entweder den ursprünglichen Zustand bei, oder theilt sich in mehrfache Abschnitte. Die daraus entstehenden unpaaren Flossen werden nach ihrer Lagerung in Rücken-, Schwanz- und Afterflosse unter-

Fig. 215.



schieden. Wo diese auch getrennt bestehen mögen, findet sich doch anfänglich jener continuirliche Hautsaum vor, von welchem die genannten Flossen nur weiter entwickelte, differenzirtere Abschnitte vorstellen. Während diese Gebilde den Fischen allgemein zukommen, sind sie bei den Amphibien nur

Fig. 215. Ein Teleostier (*Salmo hucho*) zur Darstellung der paarigen und unpaaren Gliedmaassen. (Nach Heckel und Kner.)

in früheren Entwickelungsstadien verbreitet, ohne dass jedoch in ihnen feste Stützen auftreten. Solche fehlen auch jenen Amphibien, welche noch im ausgebildeten Zustande die unpaare Hautflosse besitzen, wie die Mehrzahl der Urodelen.

Die Verbindung der unpaaren Flossen mit der Wirbelsäule geschieht bei den Fischen entweder durch eine, von den Dornfortsätzen des Rückgrats ausgehende Membran, oder sie wird durch besondere, in jener Membran gelagerte Skeletstücke vermittelt, welche sowohl mit der Wirbelsäule als mit den Stützen der Flossen selbst in Verbindung stehen. Solche Flossenträger kommen bei den Selachiern im knorpeligen Zustande, bei den Ganoiden theilweise ebenso, anderntheils aber knöchern vor, wie sie auch durchgehends bei den Teleostiern erscheinen. Zuweilen treffen mehrere solcher Flossenträger auf einen Wirbelabschnitt, meist jedoch besteht eine regelmässige Vertheilung nach den einzelnen Wirbeln. Durch ihr Vorkommen an Stellen, welche keine Flossen besitzen, deuten sie das frühere Bestehen einer solchen in grösserer Ausdehnung an; bei den Selachiern treten den Flossenträgern angefügte Knorpelstücke in die Flosse selbst ein, wo sie jedoch meist nur auf die Basis sich beschränken. Der grösste Theil der Flosse erhält dann seinen Stützapparat von besonderen Hautgebilden, die unter dem Namen der Hornfäden bekannt sind. Sie bilden auch die Stützen der Flossen der Chimaera. Bei den Teleostiern dagegen finden wir in jenen Flossen knöcherne Stützen, welche nicht knorpelig präformirt sind, und deshalb auch nicht von jenen Knorpeln der Selachier unmittelbar abgeleitet werden können.

Diese Flossenstrahlen treten als paarige Ossificationen im Integumente auf, und verbinden sich meist in einiger Entfernung von der Basis zu einem unpaarigen Stücke. Sie bestehen entweder aus zahlreichen dichotomisch angeordneten Gliedern, die von der Basis des Strahls gegen die Spitze zu unter Volumsverringerung sich mehren oder sie werden durch ein einziges Knochenstück vorgestellt. Im ersteren Falle erscheint der Stützapparat der Flosse weich und biegsam (Malacopteri), im letzteren Falle kommen statt der weichen, Stachelstrahlen zum Vorschein (Acanthopteri). Die Verbindung mit den Flossenstrahlträgern kommt entweder durch einen Bandapparat oder auch durch Gelenke zu Stande, welch' letztere vorzüglich für den ersten Stachelstrahl der Rückenflossen complicirt erscheinen. Sowohl bei Ganoiden als bei den Teleostiern sind diese knöchernen Flossenstrahlen in Verbreitung. An Zahl wie an Grösse sehr mannichfach verschieden, werden sie von der Systematik zur Begrenzung kleinerer Abtheilungen benutzt.

Bei den Ganoiden und Teleostiern nehmen die oberen Wirbelfortsätze gar keinen oder nur wenig Antheil an einer Bildung der Schwanzflosse, deren knöcherne Gliederstrahlen fast ausschliesslich den ansehnlich entwickelten unteren Dornfortsätzen angefügt sind. (Bezüglich der durch die Verbindung mit der Schwanzflosse am Ende der Wirbelsäule eintretenden Modificationen vergl. oben S. 603 sowie Fig. 177).

Die Zusammenstellung der senkrechten Flossen mit den paarigen Gliedmaassen rechtfertigt sich aus deren Bau sowohl als auch aus deren Verrichtungen. Indem mit

den Flossenstrahlen ein sehr entwickeltes Muskelsystem in Verbindung steht, erfreuen sich die unpaaren Flossen einer grossen, und bis auf die einzelnen Strahlen selbständigen Beweglichkeit. Dieses Verhältniss tritt jedoch erst mit der Bildung eines knöchernen Flossenskeletes auf. Bei den Selachiern und Chimären ist es entsprechend dem Mangel jenes Skeletes nicht in der Weise, wie bei den Ganoiden und Teleostiern ausgebildet. Auch besteht bei den ersteren noch keine Differenzirung in Flossenstrahlträger und Flossenstrahlen. Das ganze Skelet der senkrechten Flossen (Rücken- und Afterflossen) wird vielmehr bei den Haien aus einer einfachen oder mehrfachen Reihe paralleler Knorpelstücke gebildet, die zuweilen von den Dornfortsätzen der Wirbelsäule sehr entfernt liegen. Bei Chimaera erstreckt sich das vorderste aus mehreren verschmolzenen Wirbeln bestehende Stück der Wirbelsäule als ein median sich erhebender Kamm bis zur Basis der Rückenflosse und erscheint damit als Flossenträger.

Die Vorläufer des knöchernen Skeletes der Flossen bilden die als »Hornfäden« aufgeführten Gebilde. Sie werden durch parallel verlaufende, in die Haut eingebettete, meist in mehrfachen Schichten angeordnete, borstenartige Bildungen vorgestellt, die keine andere Textur als eine concentrische Schichtung aufweisen. Da keine Zellen sie zusammensetzen, werden sie als Cuticulargebilde anzusehen sein. Sie beginnen immer an der Flossenbasis, den Knorpelstützen aufliegend, und setzen noch weit über das Ende der letzteren das Flossenskelet fort. Bei den Knochenfischen finden sie sich, wenn auch rudimentär, in der sogenannten »Fettflosse« vor, die bei manchen Familien der Physostomen (Siluroiden, Characinen und Salmonen) als Rest der primären, der knöchernen Strahlen noch entbehrenden Flossenbildung vorkommt.

Die in dem Anfange der Rückenflossen mancher Selachier (Acanthias, Spinax, Heterodontus, Centropherus u. a.) vorhandenen, in vielen Modificationen auch fossil vorkommenden mächtigen Stacheln, können vorläufig noch nicht mit Sicherheit auf die Stachelstrahlen der Teleostier bezogen werden. Sie bilden sich unter dem Integumente, das sie später durchbrechen, und lagern mit ihrer Basis einer Knorpelstütze der Flosse an, oder umfassen auch einen solchen Knorpel, so dass sie sich wie ein Belegknochen verhalten. Sie sind stets unpaare Bildungen, während die knöchernen Strahlen auch da, wo sie als unpaare Stacheln erscheinen, auf die paarig angelegten Gliederstrahlen bezogen werden können, und zugleich viel oberflächlicher gelagert sind. Dieses ganze nach aussen vortretende Skelet der senkrechten Flossen der Ganoiden und Teleostier gehört dem Integumente an. Als Stachelstrahl ist bei vielen Teleostiern der erste Strahl der Rückenflosse oft sehr massiv entwickelt, und dient als ein Schutzapparat für die folgenden. Da er bald vorne, oft schon am Schädel, bald weiter hinten vorkommt, müssen diese Bildungen als aus sehr verschiedenen Strahlen hervorgegangen angesehen werden.

Als eine besondere, auf reiche Entfaltung der unpaaren Flossen hinweisende Bildung ist die an der Dorsalflosse von *Polypterus* sich zeigende Einrichtung anzuführen, wo jeder Flossenstrahl gegen sein Ende mit einer Anzahl kleinerer besetzt ist.

Paarige Gliedmaassen.

Vordere Gliedmaassen.

Brustgürtel.

§ 199.

Als paarige Gliedmaassen bezeichnen wir symmetrisch angeordnete Fortsatzbildungen an den Seiten des Leibes, die mit einem im Körper selbst liegenden Stützapparat beweglich verbunden sind. Nach ihrer Lagerung unterscheiden wir sie als vordere und hintere Extremität; sowohl in

ihrer Verbindung mit dem Körper als auch in ihrem speciellen Bau bieten beide Paare ein übereinstimmendes Verhalten; sie müssen deshalb als homologe Organe aufgefasst werden. Bei einer Gleichartigkeit der Function ist die allgemeine Homologie (Homodynamie) gar nicht oder wenig gestört: in Folge von Anpassungen an verschiedene Leistungen wird sie undeutlich und bleibt oft nur in den Grundverhältnissen in ganz allgemeinen, nicht immer leicht verständlichen Zügen erkennbar.

Für das Skelet dieser Gebilde unterscheiden wir einmal den freien Abschnitt und dann den diesen tragenden, im Körper geborgenen Theil. Letzterer wird nach seiner Form als Extremitätengürtel bezeichnet, und nach der Lagerung unterscheidet man einen Brust- (oder Schulter-) und Beckengürtel. Sowohl den Leptocardiern als den Cyclostomen fehlen mit den Gliedmaassen auch diese Apparate.

Der Brustgürtel tritt in der einfachsten Gestalt als ein Knorpelstück auf, welches bei den *Selachiern* einen ventral geschlossenen Bogen bildet, der dicht hinter dem Kiemenapparate gelagert ist. Beide Hälften zeigen nicht selten eine nur schwache Verbindung unter einander. Jederseits articulirt mit diesem Knorpel das Skelet der Brustflosse. In der Nähe der Verbindungsstelle ist der Knorpel von bestimmt verlaufenden Canälen durchsetzt, in welchen Nerven ihren Weg zu den Flossen nehmen. Bei einer Erweiterung dieser Canäle lagern sich noch Muskeln in sie ein, und dadurch erhält das Knorpelstück eine complicirte Sculptur (Rochen).

Die Trennung des Knorpelbogens in zwei Hälften, bei den Selachiern eingeleitet, vollzieht sich bei den *Ganoiden*, und mit dem durch den Knorpel vorgestellten oder durch Verknöcherung desselben modificirten primären Schultergürtel verbindet sich aus auf ihm entstehenden, ursprünglich dem Integumente angehörigen Knochenstücken ein neuer Apparat, der im Verlaufe seiner fernern Differenzirung bis zu den Säugethieren eine wichtige Rolle spielt.

Wir haben also von nun an ausser dem primären auch einen secundären Schultergürtel zu unterscheiden. Der erstere bleibt bei den Stören knorpelig; auf ihm entwickeln sich als Hautknochen einige oberflächlich gelagerte Stücke, von welchen die beiden unteren eine Clavicula und ein Infraclaviculare, die beiden oberen Supraclavicularia vorstellen. Durch die Lage des primären Schultergürtels an der hinteren Grenze des Kiemenapparats wird seine Beziehung zu dem hier um ihn herum zur letzten Kiemenspalte sich einsenkenden Integu-

Fig. 216.



Fig. 216. Rechte Brustgürtelhälfte und Brustflosse von *Gadus*. *c* Clavicula. *a, b* Supraclavicularia. *d* Accessorisches Stück. *e, f* Knochen des primären Schultergürtels (*e* Coracoid, *f* Scapula). *g* Basalia der Flosse. *h* Flossenstrahlen.

mente eine innige, und daraus erklärt sich zugleich die Bildung von Hautknochen auf diesem Knorpel, während andererseits am tiefer gelagerten Beckengürtel eine solche Beziehung unmöglich ist. Am primären Schulterknorpel sind aus den bei den Selachiern vorkommenden Canälen weitere Räume geworden. Bei den Ganoiden mit knöchernem Skelete bleibt meist nur ein Theil noch knorpelig, ein anderer ossificirt. Immer jedoch erscheint das gesammte Stück dem Volumen nach in Rückbildung. Dagegen hat der bei den Stören noch unansehnliche Hautknochen, den wir bereits als Clavicula bezeichnet haben, eine ansehnliche Ausdehnung gewonnen. Er stösst nicht nur in der ventralen Medianlinie mit dem der anderen Seite zusammen, sondern ist auch durch Supraclavicularia mit dem Schädel in Verbindung. Da der primäre, aber verkümmerte Theil des Schultergürtels ihm wie ein blosser Anhang angefügt ist, so bildet er die Hauptstütze der vorderen Extremitäten.

Diese Verhältnisse herrschen auch bei den *Teleostiern* (Fig. 216), bei denen der immer verknöcherte primäre Theil (*e*, *f*) des Schultergürtels noch fernere Rückbildungen erfährt, und sogar mit Theilen des Flossenskeletes engere Verbindungen eingehen kann. Auch die Verbindung des Schultergürtels mit dem Schädel erhält sich in dieser Abtheilung.

Die Verbindungen des Schultergürtels der Fische ergeben sich in sehr verschiedener Weise. Bei den Chimären und Haien liegt er frei in den Rumpfmuskeln. Eine Befestigung an die Wirbelsäule kommt bei den Rochen vor. Das dorsale Ende des Gürtels tritt hier entweder an eine, von den Dornfortsätzen des verschmolzenen Wirbelabschnittes ausgehende Leiste (Raja) oder an die Seite dieses Abschnittes (Trygon). Die Gattung Torpedo schliesst sich dagegen an die Haie an. Eine Abgliederung des obersten Stückes des Brustgürtelknorpels kommt häufig vor. Selbständiger erscheint dieses Stück bei den Stören.

Die Rückbildung des Schultergürtelknorpels erfolgt in gleichem Maasse mit der Entfaltung der Clavicula. Wie die Deckknochen des Schädeldaches geht sie aus Hautknochen hervor, und hat bei Acipenser dieselbe oberflächliche Lagerung wie andere Knochentafeln des Integuments. Ihre erste Bedeutung ist daher gleichfalls die eines Schutzapparates des unterliegenden Knorpels. Aber schon bei Spatularia nimmt sie eine etwas tiefere Lagerung ein, indem sie von einer Integumentschichte überzogen wird, und dieses Verhalten bleibt bei den meisten übrigen Ganoiden und Knochenfischen. Bei einigen Abtheilungen tritt jedoch der ursprüngliche Zustand wieder hervor. Die beiden Claviculae sind gewöhnlich durch Ligament unter einander verbunden, bei Siluroiden und Loricariern tritt unter Verbreiterung des unteren Endes eine Nahtvereinigung ein. Mit der Ausdehnung der Clavicula ist das Infraclaviculare verschwunden. Bei manchen Teleostiern löst sich die Verbindung der Clavicula mit dem Schädel, und eine Rückbildung dieses Knochens erscheint bei jenen, deren Brustflossen verloren gingen, wie die Symbranchii u. a. Dem oberen innern Theile der Clavicula liegt ein besonderes, schräg abwärts gerichtetes Knochenstück an, dessen Bedeutung noch zweifelhaft ist.

Das eigenthümlichste Verhalten des Brustgürtels bietet *Lepidosiren* dar, dessen Schulterknorpel in grösserer Ausdehnung besteht, allein zum grossen Theile von einer Knochenschichte umwachsen ist. Man kann auch dieses Verhalten von jenem der Selachier ableiten, allein mit der Modification, dass die bei Ganoiden und Teleostiern nur einseitig auf dem Schulterknorpel entstehende und zur Clavicula sich entwickelnde Knochenschichte, hier rings um den Knorpel wächst, denselben wie bei der Ossification

eines knorpelig angelegten Skelettheiles umschliessend. Bei allen übrigen Wirbelthieren getrennt bleibende Theile, Schulterknorpel und Clavicula, vereinigen sich also hier zu einem einheitlichen Skeletstücke.

Ueber den Schultergürtel der Fische vergleiche METTENHEIMER, de membro piscium pectorali, Berol. 1847, ferner meine Untersuchungen z. Vergl. Anat. II.

§ 200.

Der bei den Fischen als ein Belegknochen des primitiven knorpeligen Schultergürtels entwickelte Skelettheil verliert bei den höheren Wirbelthieren die prädominirenden Volums- und Functionsverhältnisse, die er im Vergleiche zum primären Schultergürtel besass. Dagegen geht der letztere bedeutende Differenzirungen ein, und empfängt zugleich einen höheren Werth sowohl durch seine Verbindung mit dem Brustbein als auch durch grössere Beweglichkeit seines obersten (dorsalen) Abschnittes, der niemals mit dem Axenskelete festere Verbindungen besitzt. Die frühere Beziehung zur Vordergliedmaasse behält er bei, und bleibt der Träger des Armskeletes, wie er bei den Fischen jener der Brustflosse war. Die Verbindungsstelle mit dem Armskelet, durch eine den Gelenkkopf des Humerus aufnehmende Pfanne bezeichnet, lässt uns diesen primären Schultergürtel in zwei Abschnitte theilen, welche beide als bestimmtere, in die einzelnen Classen unter verschiedenen Modificationen übergehende Skelettheile erscheinen, und durch selbständige Verknöcherung allmählich in discrete Skeletelemente sich auflösen.

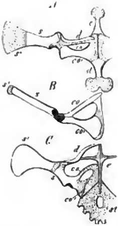
Der dorsale Abschnitt bleibt einfach, man bezeichnet ihn als **Scapula**, der ventrale theilt sich in ein hinteres und in ein vorderes Stück. Das erstere wird als **Coracoid** bezeichnet, das vordere dagegen, welches bei auftretender Verknöcherung von der Scapula aus ossificirt, kann als **Procoracoid** unterschieden werden.

Unter den **Amphibien** erscheint dieser Schultergürtel bei den Urodelen jederseits als ein einzelnes, nur an dem an die Gelenkpfanne stossenden Theile der Scapula ossificirendes Stück. Das verbreiterte Dorsalende der Scapula bleibt meist knorpelig oder zeigt eine selbständige periostale Ossification. Es wird als **Suprascapulare** unterschieden. Von der knöchernen Scapula aus erstreckt sich zuweilen die Ossification auf das Procoracoid, selten auf das ausnehmend breite, dem Sternum eingefügte Coracoid. Bei den Anuren sind die beiden ventralen Fortsätze (Fig. 217. *A co, co'*) des Schultergürtels jederseits durch eine Knorpelplatte in Verbindung, welche auch eine mediane Vereinigung der beiderseitigen Stücke herbeiführen kann (Rana). Der ventrale Abschnitt des Schultergürtels umschliesst somit jederseits eine Oeffnung. Die Scapula (*s*) lässt gleichfalls noch ein Suprascapulare (*s'*) unterscheiden, welches sie zuweilen an Ausdehnung übertrifft. Selbständig verknöchert das Coracoid (*co'*), während das Procoracoid in nähere Beziehungen zu der weiter unten zu berücksichtigenden Clavicula (*cl*) tritt.

Unter den **Reptilien** bietet jede Hälfte des Schultergürtels gleichfalls ein einziges Stück dar, welches sich in seiner Form dem der Amphibien

enger anschliesst. Jedoch sind dadurch Modificationen aufgetreten, dass das breite Coracoid nicht selten von fensterförmigen Oeffnungen durchbrochen wird (Eidechsen), sowie es auch mit der Scapula zu einem einzigen Knochen sich verbinden kann. Ein bei den Amphibien nur angedeuteter Fortsatz der Scapula wird als Verbindungsstelle mit der Clavicula (Fig. 217. *C. d*) zum Acromion. Bei den Schildkröten hat die Scapula ihre Form geändert; sie erscheint als ein meist cylindrisches Knochenstück (*B. s*), welches am Schultergelenke in einem Winkel unmittelbar in das Procoracoid (*B. co*) sich fortsetzt. An Stelle des letzteres mit dem Coracoid verbindenden Knorpels besteht nur ein theilweise knorpeliges Ligament.

Fig. 217.



Gänzlich verschwunden ist das Procoracoid bei den Crocodilen, so dass nur Scapula und Coracoid den Schultergürtel zusammensetzen. Daran reihen sich die *Vögel*, deren Scapula durch ihre schmale, leicht gekrümmte Gestalt ausgezeichnet ist. An der Gelenkpfanne ist sie mit dem starken Coracoid verbunden, welches ganz wie bei den Reptilien an die Sternalplatte sich einfügt. Durch das Vorhandensein der Andeutung eines Procoracoid bieten die Ratiten eine nähere Verwandtschaft mit Sauriern dar. Coracoid und Scapula verwachsen bei ihnen zu einem einzigen Coraco-Scapularknochen (Fig. 186. *cs*).

Von den S ä u g e t h i e r e n besitzen nur die Monotremen ein Coracoid als Verbindungsstück der Scapula gegen das Sternum. Bei den übrigen schwindet es bis auf einen meist unansehnlichen, vor der Gelenkpfanne entspringenden Fortsatz der Scapula (Processus coracoides), und nur in seltenen Fällen (bei Sorex) persistirt auch das Sternalende des Coracoid als ein dem Manubrium sterni jederseits ansitzendes Knorpelstück fort. Der scapulare Coracoidrest betheiligt sich zwar gleichfalls noch an der Bildung der Gelenkpfanne, allein auch diese Beziehung tritt im Verhältnisse zum Antheil der Scapula zurück, und so wird die Scapula zum ausschliesslichen Träger der vorderen Extremität. Auch an dem Reste des Coracoid äussert sich die ursprüngliche Selbständigkeit durch das Vorkommen eines besonderen Knochenkernes, bis mit der vollständigen Verknöcherung die Verschmelzung mit der Scapula eintritt.

Die Form der Säugethierscapula nähert sich jener der Reptilien, sie ist aber durch das Auftreten neuer Theile nicht unwesentlich davon verschieden. Durch eine Verbreiterung des Vorderrandes, der sich dabei in einen Fortsatz auszieht, wird bei den Monotremen die Andeutung einer Spina scapulae

Fig. 217. Schultergürtel: *A* vom *Frosch*, *B* von *Testudo*, *C* von *Lacerta*. *s* Scapula. *s'* Suprascapulare. *co* Procoracoid. *co'* Coracoid. *d* Clavicula. *e* Episternum. *st* Sternum. Die knorpeligen Theile sind durch Punctirung unterschieden.

gegeben, deren vorspringendes Ende das bei den Amphibien direct von der Scapula sich erhebende Acromion vorstellt. Bei den übrigen Säugethieren ist der laterale Rand jener breiten Kante in eine bedeutendere Leiste entwickelt, welche nunmehr durch die Ausbildung auch des medianen Randes in eine vorspringende Knochenplatte als Spina scapulae eine Ober- und Untergrätengrube unterscheiden lässt. Immer entwickelt sich das Vorderende der Spina zu einem Acromialfortsatz. Aus Anpassungsverhältnissen an die verschiedenartigen Leistungen der Vorderextremität gehen mancherlei Modificationen des Schulterblattes hervor, von denen die Verbreiterung seines dorsalen Endes (Basis scapulae) zu der bei den Affen und beim Menschen bestehenden Form leitet.

Durch diese Entfaltung des primären Schultergürtels tritt der secundäre, bereits als Clavicula bezeichnete Apparat entweder gänzlich in den Hintergrund oder er wird zu Leistungen verwendet, welche seinen bei den Fischen bestehenden Verhältnissen völlig fremd waren. Unter den *Amphibien* besitzen nur die Anuren eine Clavicula (Fig. 217. *A. d.*), welche als ein Deckknochen des Procoracoid sich darstellt, und zu demselben auch stets in enger Verbindung verharrt.

Das Schlüsselbein stellt somit hier ein accessorisches Stück des Brustgürtels dar; nur ganz selten zeigt es eine Ablösung von letzterem. Diese tritt erst vollständig bei den *Reptilien* ein. Das Schlüsselbein (Fig. 217. *B. d.*) entwickelt sich ohne Beziehungen zu einem knorpelig präformirten Skelettheil, frei als secundärer Knochen (immer in einiger Entfernung vor dem Procoracoid gelagert), welcher den Acromialfortsatz der Scapula mit dem Episternum (*B. c.*) in Verbindung setzt. Bei den Vögeln erscheint die Clavicula in ähnlicher Weise. Beide Schlüsselbeine sind vollständig zu einem Knochen verschmolzen. Sie stellen den unmittelbar oder durch Bandmasse an die Crista sterni gefügten Gabelknochen (Furcula) dar (Fig. 182. *f*), der unter den Struthionen bei Dromaeus durch ein paariges Stück vorgestellt wird, den übrigen aber, wie auch Apteryx, gänzlich abgeht.

Das selbständige Auftreten dieses ursprünglich als Belegknochen eines Knorpelstückes entstehenden Skelettheiles führt bei den Säugethieren zu einer histiologischen Aenderung. Die Clavicula entwickelt sich hier aus einer knorpeligen Anlage, in vielen Puncten ähnlich wie jeder andere knorpelig vorgebildete Knochen. Somit ist ein secundärer Skelettheil in die Reihe der primären eingeführt. Dieser Knochen erhält sich jedoch nur bei einem Theile der Säugethiere. Er ist spurlos bei den Ungulaten verschwunden, in Rudimenten, die zuweilen gar nur durch Bandmassen vorgestellt sind, bei den Carnivoren vorhanden, und nur da, wo die Vordergliedmaasse eine freiere Verwendung empfängt, vollständig entwickelt.

Zwischen dem primären Schultergürtel der Fische und jenem der Amphibien ist bezüglich der einzelnen Verhältnisse keine unmittelbare Verknüpfung möglich. Für die Vergleichung der einzelnen Theile erhalten wir einen bestimmteren Anhaltepunct nur durch die Articulationsstelle mit der vorderen Extremität. Dadurch können wir den oberen, dorsalen Theil des Brustgürtels der Selachier deutlicher als Scapula erkennen, der ventrale Abschnitt muss dann dem ventralen der Amphibien homolog sein; ob er

aber dem Coracoid allein oder diesem und dem Procoracoid zusammen entspricht, ist nicht sicher zu bestimmen, denn es besteht die Möglichkeit, dass bei Amphibien durch die Beziehung zum Sternum bedeutende Modificationen aufgetreten sind. Es könnte so das ganze Coracoid ein erst mit dem Sternum auftretender Theil des Schultergürtels sein. Auch ist nicht ausser Acht zu lassen, dass am Schultergürtel der Selachier und den daraus sich ableitenden Formen durch die Nervencanale andere Zustände geboten sind. Bei den Amphibien und Reptilien besteht nur ein einziger Canal.

Der von mir als **Procoracoid** bezeichnete vordere Schenkel des ventralen Abschnittes des Brustgürtels der Amphibien und Schildkröten wird gewöhnlich als Clavicula gedeutet. Die genetischen Verhältnisse dieses Knochens widerlegen diese Meinung aufs entschiedenste. Indem aber die Clavicula auf ihm als Belegknochen auftritt (bei den Anuren), wie sie schon bei den Stören als Belegknochen dieses Abschnittes des primitiven Brustgürtels erschien, so ist daran zu denken, dass diese Beziehungen sich auch in eine völlige Verschmelzung mit dem Procoracoid fortsetzen können. Solches Verhalten könnte dann allerdings nur bei den Schildkröten bestehen, gibt aber noch kein Recht das Procoracoid als ein Aequivalent der Clavicula anzusehen, denn diese wäre dann nur in ihm aufgegangen. Auch als Acromialfortsatz wurde das Procoracoid angesehen, eine gleichfalls durch das Verhalten der Clavicula, sowie den Nachweis einer bis zu den Säugethieren führenden Acromialbildung zu widerlegende Annahme.

Das die ventralen Schenkel des Schultergürtels verbindende Knorpelstück schiebt sich bei vielen Anuren, wie die Coracoidplatte der Urodelen, über das der andern Seite hinweg. Das ist der Fall z. B. bei Bombinator, Pelobates, Hyla etc. Bei Pipa legen sich beiderseitige Knorpel in der Medianlinie aneinander, ebenso bei Bufo und Rana, wo sie jedoch auch zu Einem Stücke, das man als Sternum bezeichnet hatte, unter Verknöcherung verschmelzen können. Die Hintereinanderlagerung der Sternalenden der Coracoidea ist auch bei den Eidechsen bemerkbar, und erhält sich durch die Richtung der Falze des Sternums erkenntlich selbst noch bei den Vögeln.

Unter den Reptilien besteht eine Reduction des Schultergürtels bei Chamaeleon. Sowohl Clavicula als Procoracoid fehlen. Dagegen zeugt das Vorkommen eines meist sehr vollständigen Schultergürtels bei den fusslosen Eidechsen (z. B. Anguis, auch Chirotes, sehr verkümmert ist er dagegen bei den Amphisbänen, dann bei einigen Scincoiden wie Typhlina, Acontias), dass der Verlust der Extremitäten hier ein sehr spät erworbener Zustand ist, im Gegensatz zum Verhalten der Schlangen, die keine Spur eines Schultergürtels aufweisen.

Das Procoracoid ist am bedeutendsten bei Struthio und Dromaeus Novae Hollandiae. Vielleicht durfte aus seiner Richtung nach vorne ein Grund zu einer Auffassung dieses Theiles als Acromion zu nehmen sein. S. PFEIFFER, Schultergürtel. Giessen 1854.

Als untergeordnete, aus Ossificationen von sehnigen Bildungen zu erklärende Skelettheile erscheinen bei den Vögeln die ossa humero-scapularia, die bei manchen Raubvogeln, auch bei Spechten und Singvogeln, vorkommen. S. NITZSCH, Osteogr. Beitr. JÄGER, S. W. XXIII. S. 387.

Am Coracoid der *Monotremen* ist eine Sonderung in zwei Theile bemerkbar, indem ein medianes Stück selbständig ossificirt, welches als Epicoracoid bezeichnet wird. Das rudimentäre Coracoid der übrigen Säugethiere bietet sehr verschiedene Volumsverhältnisse. Am meisten rückgebildet erscheint es bei den Ungulaten, wo es nur durch eine mit eigenem Knochenkern ossificirende Protuberanz des Glenoidalrandes der Scapula sich darstellt. An der Scapula der Säugethiere erhält sich häufig noch ein Suprascapulare als knorpeliger Ansatz an der Basis, der bei den Ungulaten auch nach eingetretener Verknöcherung selten mit der Scapula verschmilzt. Der von der Spina scapulae ausgehende Acromialfortsatz steht hinsichtlich seines Ausbildungsgrades in Zusammenhang mit dem Vorhandensein oder Fehlen einer Clavicula. Der dem ursprünglichen Vorderrande der Scapula

entsprechende Spina ist keineswegs gleichwerthig eine andere Leistenbildung, welche bei Edentaten (z. B. Dasypus, Myrmecophaga) die Fossa infraspinata in zwei Hälften sich theilen lässt.

Die Clavicula gibt durch ihre Geschichte in der Wirbelthierreihe ein sprechendes Beispiel für das Auftreten neuer innerer Skelettheile. Anfangs blosser Hautknochen, der nur einem Knorpel aufliegt, tritt sie mit diesem in nähere Beziehungen, stellt mit ihm sogar nur Ein Skeletstück vor (Lepidosiren), um dann von den Amphibien an allmählich von der Knorpelunterlage sich zu trennen, und bei den Säugethieren eine andere Genese zu nehmen. Sie entsteht hier (wenigstens beim Menschen), mit ihrer ersten Anlage aus einem sofort ossificirenden Gewebe, welches aber nach beiden Seiten hin in entschiedenen Knorpel sich fortsetzt, der auch von den ihn nach und nach überlagernden periostalen Knochenlamellen deutlich getrennt ist. Dadurch, dass das erste Stückchen nicht aus blos provisorischem Knorpel besteht, sondern unmittelbar ossificirt, unterscheidet sie sich von Knochen des primären Skelets, mit denen sie durch das ausschliesslich von Knorpel besorgte Längswachsthum, sowie durch die aus Periostverknöcherung gebildete Dickezunahme übereinkommt. Von der ursprünglichen Bildungsweise der Clavicula erhält sich bei den Säugethieren somit nur ein kleiner Rest: in dem Bestehen des osteogenen Gewebes, welches das erste Auftreten des Knochens bedingt. Vergl. Bruch, Z. Z. IV. S. 377. Jenaische Zeitschrift I. 4, ferner meine Untersuchungen zur vergl. Anat. II. — Die selbständige Entwickelung der Clavicula kommt bei Amphibien nur ganz vereinzelt vor (Bufo variabilis). Die Verbindung der Clavicula mit dem primären Schultergürtel ist sehr bemerkenswerth bei Ichthyosaurus, wo das Schlüsselbein durch seine Anlagerung längs des ganzen Vorderrandes der Scapula, an die bei den Fischen nachgewiesenen Verhältnisse erinnert. Diese Verbindung mit der Scapula wird später nur durch die Anfügung des lateralen Endes an selbe repräsentirt. Das Verhalten des medianen Endes ist bei den Eidechsen sehr mannichfaltig, es läuft fein aus, oder stellt eine breitere Leiste dar, oder auch eine durchbohrte Platte. Durch die nicht selten bestehende dichte Zusammenfügung beider Claviculae wird die Furculabildung der Vögel angebahnt. Die Furcula tritt bereits sehr frühe in der Anlage als Ganzes auf, dagegen sind die ersten Spuren getrennte Streifen. Durch das Vorkommen von Knorpel am medianen, gegen die Sternalcrista gerichteten Fortsatz unterscheidet sie sich ebenfalls von der Clavicula der Reptilien. Das Bestehen zweier, wenn auch rudimentärer Claviculae bei Dromaeus könnte auf das Getrenntsein dieser Knochen bei der Stammform der Vögel hinweisen, wenn nicht bei Archaeopteryx bereits eine Furcula vorkäme.

Unter den Säugethieren besitzen die fliegenden eine sehr grosse Clavicula. Sie besteht ebenso bei den Edentaten, bei vielen Insectivoren (Erinaceus, Sorex, sehr verkürzt bei den Maulwürfen), Nagern (Cricetus, Sciurus, Arctomys, Mus, Castor u. a.) und den Halbaffen. Rudimentär wird sie unter den Carnivoren bei Felis, noch mehr bei Meles, Lutra, Mustela, Canis u. a., wo sie sogar nur durch eine Inscriptio tendinea eines Muskels angedeutet sein kann. Vielen Carnivoren fehlt sie ganz (Phoca, Ursus Procyon etc.). Vergl. über den Brustgürtel W. K. Parker, A monograph on the Structure and development of the Shoulder-Girdle and Sternum in the vertebrata. London 1868. R. S.

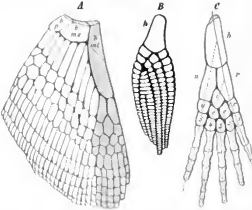
Vorderextremität.

§ 201.

Das Skelet der Vordergliedmaasse scheidet sich nach zwei Typen, deren jeder zahlreiche Modificationen aufweist, jedoch auch der Verbindungen mit dem anderen nicht völlig entbehrt. Der eine Typus ist bei den Fischen verbreitet, der andere umfasst die höheren Wirbelthiere.

Das Skelet der **Brustflosse der Fische** ist von den bei den Selachiern herrschenden Einrichtungen abzuleiten, weil diese nicht blos die anatomisch vollkommensten sind, sondern weil sich von da an bis zu den Teleostiern eine regressive Metamorphose der Gliedmaassen continuirlich nachweisen lässt. Drei grössere Knorpelstücke (Fig. 218. *A b. b. b.*) nehmen die Basis des Flossenskelets ein und verbinden sich mit dem Schultergürtel. Zahlreiche schwächere, mehr oder minder reich gegliederte Knorpelstücke strahlen von jenen Basalstücken in den Flossenkörper aus. An einzelnen Abschnitten können die Theilstücke der Strahlen in plattenartige polygonale Knorpel modificirt sein. Indem jedem Basale eine nach den Familien und

Fig. 218.



Gattungen wechselnde Zahl solcher gegliederter Radien angefügt ist, werden drei Abschnitte am gesammten Flossenskelet unterscheidbar. Wir wollen diese als **Pro-Meso- und Metapterygium** (Fig. 218. *A. p. ms. mt.*) bezeichnen. Jeder dieser Abschnitte besteht aus einem Basale und einer verschiedenen Anzahl damit verbundener Radien. Alle drei Abschnitte sind bei den Rochen ausnehmend entwickelt und bilden die Grundlage der mächtigen Brustflosse, die nicht bloss seitwärts, sondern auch nach hinten und vorne sich ausdehnt. Bei manchen ist ihr Vorderende sogar mit dem vordersten Theile des Schädels in Verbindung.

Die Haie zeigen das Propterygium selten (Squatina) ausgebildet. Zuweilen wird es nur durch das Basale (Fig. 218. *A. p.*) repräsentirt oder auch dieses ist verschwunden. Auch das Mesopterygium (*ms.*) bietet bei

Fig. 218. Schemata für die Vergleichung der Vordergliedmaassen der Wirbelthiere. *A* Brustflosse eines *Selachiers*. *b b b* Basalstücke des Pro-, Meso- und Metapterygiums. Die schraffirte Partie des Metapterygiums stellt den in die Gliedmaasse der höheren Wirbelthiere sich fortsetzenden Abschnitt vor. *B* Brustflosse von *Ichthyosaurus*. Zur Vergleichung mit *A* und *C* ist diese Figur umgekehrt zu denken, so dass die rechte Seite links, die linke Seite rechts zu liegen kommt.) *C* Vorderextremität eines *Amphibium*.

Manchen bedeutende Reductionen dar, und kann sogar vollständig fehlen (Scymnus). So ist also das Metapterygium der regelmässig vorkommende Abschnitt, der den Haupttheil des Flossenskelets repräsentirt, und an dem wir zugleich die Anknüpfungspuncte zur Vergleichung mit der zweiten Extremitätenform nachweisen können. Als eine wichtige Erscheinung muss bei den Rochen das Auseinanderrücken der Basalia erwähnt werden. Dadurch kommen einige der sonst den letzteren ansitzenden Strahlen indirecte Verbindung mit dem Schultergürtel und treten somit in die Reihe der Basalstücke ein. Das Brustflossenskelet der Chimären schliesst sich im Wesentlichen dem der Haie an.

Aus diesen Einrichtungen leitet sich der bezügliche Skeletapparat der *Ganoiden* ab, bei welchem im Allgemeinen nicht bloss die bei den Haien im Vergleiche mit den Rochen erkennbare Reduction besteht, sondern auch eine noch viel weiter gehende Rückbildung des grössten Theiles der peripherischen Radienglieder Platz gegriffen hat. Dieser Reduction des primären Flossenskeletes entspricht das Auftreten secundärer Bildungen, die als Ossificationen der Haut erscheinen, und, gleichwie an den unpaaren Flossen, bald gegliederte, bald auch starre, auf beiden Flächen der Flosse entwickelte Knochenstrahlen vorstellen. Dadurch bildet sich eine Compensation für den verlornen peripherischen Theil des primären Flossenskelets. Bezüglich der einzelnen Verhältnisse sei erwähnt, dass die drei Basalstücke der Selachierflosse nur bei Polypterus noch fortbestehen. Bei den übrigen Ganoiden ist es das mit Radien besetzte dritte Basale, wodurch die Stütze der Flosse gebildet wird, so dass also das Metapterygium auch hier die überwiegende Bedeutung wie bei den Haien besitzt. Vom Mesopterygium besteht nur ein rudimentäres Basalstück, dagegen treten zwischen diesem und dem Basale zwei bis drei Radien in die Verbindung mit dem Schultergürtel vor. Dadurch erhöht sich die Zahl der jene Articulationen eingehenden Skelettheile auf fünf. Der Werth dieser einzelnen Theile ist jedoch theils aus ihren Verbindungen, theils aus ihren Formverhältnissen in seiner vollen Verschiedenheit deutlich erkennbar, und die neueren Basalstücke lassen sich von den primitiven (der Selachier) ebenso gut wie bei den Rochen unterscheiden.

Von hier aus entspringt das Verständniss für die in der Flosse der *Teleostier* vorhandenen Skelettheile. Die Reduction des peripherischen Flossenskelets ist noch weiter vorgeschritten, und der ganze primäre Stützapparat der Brustflosse besteht meist aus vier bis fünf häufig sich gleichartig verhaltenden Elementen (Fig. 216. *g*.), welchen eine sehr wechselnde Anzahl kleiner, immer knorpelig bleibender Stückchen peripherisch angefügt ist. Diese dienen dann als Stützen für das secundäre Skelet der Flossenstrahlen (Fig. 216. *h*.). Basalstücke lassen sich nur bei Wenigen, und auch da nur schwierig auf ihre ursprüngliche Bedeutung zurückführen. Nach dem bei den Ganoiden angetroffenen Befunde müssen wir in jenen Stücken als constantesten Bestandtheil das Basale des Metapterygium, sowie einige in die Reihe der Basalia eingetretene Radien erkennen. Der gleichartigen Function gemäss sind diese in ihren ursprünglichen Beziehungen so verschiedenen Theile einander ähnlich geworden, so dass nur die Rückführung auf das Ganoiden-

skelet den Zusammenhang mit der Selachierflosse aufdeckt. In vielen Abtheilungen der Teleostier treten ausser ferneren Reductionen in der Zahl jener Stücke und untergeordneteren Formveränderungen Umwandlungen der Gesammtbeziehungen dieses ganzen Abschnittes ein; während er die Verbindung der von ihm gestützten Brustflosse mit dem Schultergürtel vermittelte, kann er sogar in letzteren eintreten und scheinbar den Theil des primären Schulterskeletes vorstellen, an welchen sich die nur aus secundären Knochenstrahlen bestehende Brustflosse bewegt (Cataphracti). Auf diese Weise lässt sich von dem reich entfalteten Flossenskelete der Selachier bis zu jenem der Teleostier eine continuirliche Reihe erkennen, deren wichtigste Veränderungen in allmählichen Reductionen grösserer oder kleinerer Abschnitte bestehen. Die Reduction ist eine von der Peripherie zur Basis vorschreitende, der letztere Abschnitt kommt am beständigsten vor, und wenn auch die ursprünglichen Basalia zum grossen Theile verloren gehen, so treten Radialstücke ergänzend an deren Stelle. Das Skelet büsst also an Länge ein, verliert aber nicht an Breite, und bietet damit zur Entfaltung der compensatorischen Knochenstrahlen des Hautskeletes eine ansehnliche Strecke dar.

Das Skelet der Brustflosse der *Dipnoi* ist gleichfalls mit dem der Selachier in Verbindung zu setzen. Es besteht aus einem langen gegliederten Knorpelfaden, welchen wir der den Innenrand des Metapterygiums der Selachier bildenden Folge von Knorpelstücken vergleichen müssen. In den jenem Knorpelfaden angefügten feinen Knorpelstückchen erkennen wir Radien.

Von den ausserordentlich zahlreichen Modificationen des Brustflossenskelets der Selachier habe ich eine Anzahl in meinen Untersuchungen zur Vergl. Anat. II. aufgeführt. Ebenso die bezüglichen Skelettheile der Ganoiden (unter denen die Störe den Haien am nächsten stehen), und die wichtigsten Zustände bei den Teleostiern. Bezüglich der letzteren ist zu erwähnen, dass sich bei den Physostomen die vollständigeren Verhältnisse vorfinden, indem hier in der Regel auf die Basalreihe noch eine zweite Reihe von knorpeligen Stücken folgt, zuweilen sogar mit Spuren einer dritten (z. B. Siluroiden). Reductionen der Basalreihe finden sich bei den Pediculaten. Lophius besitzt nur zwei, aber sehr verlängerte Basalstücke.

Das secundäre Flossenskelet bietet theils in der Anzahl der in ihm verwendeten Strahlen, theils in der Länge nicht minder reiche Formzustände dar. Es entwickelt sich aus einer der oberen und einer der unteren Fläche der Flossenhaut eingelagerten Reihe von Knochentheilen, die sich an beiden Flächen genau entsprechen. Bei bedeutender Längeentwickelung der Knochenstrahlen, wie sie bei Dactyloptera und Exocoetus besteht, erreicht die gesammte Brustflosse einen ansehnlichen Umfang, ohne dass die primären Skeletstücke eine Betheiligung aufwiesen. — Eine eigenthümliche, bereits bei den Ganoiden auftretende Erscheinung ist die engere Verbindung eines secundären Strahls mit einem primären Stücke. Wir finden bei den Stören am Aussenrande der Flosse einen soliden Knochenstrahl, der an der Basis ein knorpeliges Basale umfasst, und sich damit wie ein Deckknochen verhält. Dieser Strahl hat sich bei Lepidosteus und Amia inniger mit dem knorpeligen Basale verbunden, so dass letzteres in ihn aufgegangen erscheint. Bei den Teleostiern ist dieses Verhältniss noch weiter ausgebildet, und der knorpelige Rest jenes Basale bildet nun die Gelenkfläche des derben Strahls. Der letztere bietet sowohl Rückbildungen als weitere Differenzirungen, und kann sich zu einem mächtigen Knochenstücke entfalten, welches bei Siluroiden als ansehnlicher Stachel, eine complicirte Gelenkbildung eingeht. Bei Manchen ist dieser Stachelstrahl der Repräsen-

taut der ganzen Brustflosse. Eine andere Differenzirung besteht in der Ablösung einzelner der secundären Flossenstrahlen aus der Gesammtmasse der Flossen. Solches geschieht z. B. bei Trigla, wo die drei untersten Strahlen vielgliedrige, bewegliche Anhänge vorstellen. — Siehe über anatomische Einzelheiten ausser specielleren Monographien die Schrift METTENHEIMER's (cit.). Bezüglich der Deutung s. meinen Aufsatz in der Jen. Zeitschr. II. S. 121. Ueber Schultergürtel der Amphibien, Vögel und Säugethiere: PFEIFFER: z. vergl. Anat. des Schultergerüstes. Giessen 1854.

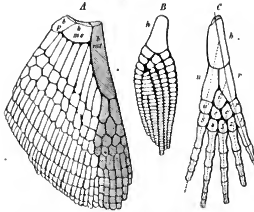
§ 202.

Dem Brustflossenskelete der Fische (namentlich der Selachier) gegenüber erscheint das Skelet der Vorderextremität der höheren Wirbelthiere gleichfalls als ein reducirter Abschnitt. Wenn wir gesehen haben, dass das Metapterygium der constanteste Flossentheil war, der selbst da, wo die übrigen Theile verschwanden, noch mit mehrfachen Elementen sich erhielt, und wenn wir dabei die Verschiedenartigkeit der einzelnen Abtheilungen, in denen diese Erscheinung zum Ausdruck kam, in Erwägung ziehen, so wird die Annahme, dass etwas auf das Metapterygium Beziehbares bei den höheren Wirbelthieren vorkomme, nicht unbegründet erscheinen, und eine Vergleichung des Armskeletes mit dem Metapterygium der Selachier sich wohl rechtfertigen lassen. Am Armskelete ergibt sich eine Reihe aufeinander folgender nach der Peripherie sich mehrender Knochen, ganz ähnlich wie am Basale des Metapterygiums mancher Selachier die einzelnen Knorpelstücke angeordnet sind. In dem umstehend abgebildeten Flossenskelet-Schema eines Selachiers ist die Partie des Metapterygiums, von der wir das Armskelet der höheren Wirbelthiere ableiten, durch Schraffirung ausgezeichnet. Man vergleiche damit das daneben befindliche Armskelet. Im ersten Abschnitte treffen wir als Homologon des Basale den Humerus; im zweiten folgen Radius und Ulna, daran fügt sich ein aus einer grösseren Anzahl kleinerer Skeletelemente bestehender Abschnitt, die Hand. In höherer Differenzirung gibt die letztere wieder mehrfache Abtheilungen zu unterscheiden. Je nach der Zahl der strahlig aufgereihten Endglieder müssen wir zwei verschiedene Formen des Armskelets annehmen. Die eine findet sich unter den *Enaliosauriern* repräsentirt, bei welchen Ichthyosaurus durch eine grössere Anzahl von Gliedreihen in dem flossenartig gestalteten Armskelete ausgezeichnet ist (vergl. Fig. 219. *B*). Auf den deutlich unterscheidbaren Humerus folgen noch zwei als Radius und Ulna unterscheidbare Knochen, mit denen sich drei kleinere Stücke verbinden, an welche sechs und mehr aus vielen kleinen Knochen zusammengesetzte Reihen allmählich sich anschliessen. Die auf Radius und Ulna folgenden sind noch bestimmt auf die andere Form zu beziehen. In den mehrfachen Fingerreihen dagegen liegt eine mehr der Selachierflosse genäherte Bildung vor, wie denn auch in der Aufreihung der einzelnen Knochenstücke eine Uebereinstimmung mit den Radien der Selachierflosse nicht zu verkennen ist.

Dieser **polydactylen** Form steht die **pentadactyle** gegenüber, bei welcher zugleich das Handskelet in eine bestimmte Anzahl von Abschnitten zerfällt. Diese sind Carpus, Metacarpus und fünf Reihen von Phalangen. Schon

die Plesiosauren lassen diese Gliederungsweise wahrnehmen. Von da an finden wir sie in vielfachen Umbildungen in den höheren Zweigen des Wirbelthierstammes verbreitet. Bei den *Amphibien* sind die beiden oberen Abschnitte in bedeutenderer Länge entwickelt, Arm und Hand schärfer gegen einander abgesetzt. Während die Skelettheile des Ober- und Vorderarms ausser

Fig. 219.



der bei den Anuren bestehenden Verschmelzung von Radius und Ulna wenig belangreiche Veränderungen zeigen, sehen wir solche im Carpus. An diesem lassen sich neun Stücke nachweisen, davon eines aus zwei verschmolzenen angenommen wird, drei liegen an der Verbindung mit dem Vorderarm, fünf stellen sich in die Verbindung mit der Mittelhand, und eines (Centrale) wird von den beiden erwähnten Reihen umschlossen. Bei dem letzteren setzen wir die Entstehung aus zwei discreten Stücken voraus. Die Anordnung dieser Carpalstücke ist eine bestimmte, und es ist zum Verständniss der Vergleichung mit der Selachierflosse von grosser Wichtigkeit, dass durch die den Innenrand (Radialseite) des primitiven Armskelets einnehmenden Knochenstücke eine Linie gelegt werden kann, von welcher die übrigen Knochen in Gestalt von Radien ausstrahlen. Jene das primitive Basalstück fortsetzende Reihe umfasst den Humerus, Radius, zwei radiale Carpusstücke, ein metacarpales Stück und zwei Phalangen. (Vergl. die stärkere Linie auf Fig. 219. *C*). Auf diese **Grundreihe** ordnen sich die von der Radien den Selachierflosse abgeleiteten Theile. Eine erste Reihe schliesst sich an den Humerus an. Sie begreift Ulna, zwei Carpusstücke, den fünften Metacarpus und die Phalangen des fünften Fingers. Eine zweite Reihe geht vom Radius aus. Wir finden in ihr das Intermedium, das ulnare Centralstück, das Carpalstück des vierten

Fig. 219. Schema für die Vergleichung der Vordergliedmaassen. *A* Brustflosse eines Selachiers. *B* Vorderextremität von Ichthyosaurus. *C* eines *Amphibium*. *h* Humerus. *r* Radius. *u* Ulna. *i* Intermedium. *r* Radiale. *u* Ulnare. *c* Centrale. 1, 2, 3, 4, 5 Carpalstücke der distalen Reihe.

Fingers, sowie dessen Metacarpale und Phalangen. Die dritte Reihe beginnt am radialen Carpale, und setzt sich mit dem radialen Centrale in den dritten Finger fort. Endlich geht eine letzte Reihe vom Carpale des ersten Fingers aus, und verläuft mit dem Carpale des zweiten Fingers in diesen. Durch diese, vier (2—5) Finger in einem Gegensatz zum ersten Finger betrachtende Auffassung wird die durch die ganze Wirbelthierreihe hindurchgehende verschiedene Dignität jenes ersten Fingers (des Daumens) von seinen übrigen vier Genossen erklärlich. Der Daumen geht aus dem Endabschnitte einer Folge von Skeletstücken, hervor, an welche mit den übrigen vier Fingern endende Radialstücke sich aufreihen. Diese Anordnung von Strahlenstücken an eine an das Basale des Metapterygiums sich anschliessende Hauptreihe gibt ihre fundamentalen Beziehungen durch ihre grosse Verbreitung bei allen Haupttypen der Fische kund, wir finden sie nicht blos bei Selachiern, sondern ebenso bei den Chimären, bei Lepidosiren und auch bei Ganoiden (Stör, Amia), und wenn dort die Strahlen meist viel zahlreicher sind, so werden wir in der Minderung derselben bei den höheren Wirbelthieren eben nur eine Rückbildung zu erkennen haben, die durch ein allmähliches Schwinden der Breitenentfaltung der Gliedmaasse entstand.

Von den primitiven Carpalstücken verschwinden einzelne aus der distalen Reihe mit der Verkümmerung der bezüglichen Finger, oder es können auch Verschmelzungen von zwei bis drei distalen Carpalstücken eintreten (Frösche etc.). Ebenso sind an den proximalen Carpalstücken Verschmelzungen nachweisbar. So treten Verbindungen des Ulnare mit dem Intermedium bei Urodelen auf, und finden sich constant bei den Anuren. Stets einfach erscheint das Centrale.

Am Armskelet der *Reptilien* bestehen die einzelnen Abschnitte am wenigsten verändert bei den Schildkröten, welche nicht nur 9 Carpalstücke, sondern auch die 5 Finger vollständig besitzen. Von den drei Carpalien der ersten Reihe sind bei den Eidechsen zwei mit einander verschmolzen, sowie auch jene der zweiten Reihe bedeutendere Modificationen und wiederum beim Schwinden einzelner Finger eine Reduction aufweisen. Bedeutender ist die Veränderung des Carpus bei den Crocodilen. Das Radialstück hat hier das Uebergewicht über das Ulnare erhalten, und die zweite Carpalreihe wird nur durch einige zum Theile knorpelig bleibende Elemente repräsentirt. Dabei bieten die zwei ulnaren Finger eine Verkümmerung gegen die drei radialen dar.

Diese Verhältnisse der Hand sind bei den *Vögeln*, wo die gesammte Vorderextremität zum Flugorgan umgewandelt ist, noch weiter ausgeprägt. Der Carpus ist auf zwei Knochen (Fig. 220. *cc'*) reducirt, die Hand auf drei Finger, welche bei den Saururen sich discret erhalten, indess bei Ratiten und Carinaten der Metacarpus (*m*) des zweiten und dritten, meist auch noch der des Ersten zu einem Knochenstücke verwachsen. Auch in der Zahl der Phalangenstücke ergeben sich von den Eidechsen bis zu den Vögeln Rückbildungen. Vom ersten Finger der Radialseite bis zum vierten besteht eine Zunahme der Phalangen von zwei bis fünf, nur der fünfte enthält eine geringere Zahl. Bei den Crocodilen ist diese Zunahme nur bis zum dritten

Finger vorhanden; bei den Vögeln besitzt meist der zweite Finger zwei Phalangenstücke (Fig. 220 p'), der erste und dritte nur eines (p. p''), und

Fig. 220.



nur selten hat sich am ersten und zweiten Finger eine Phalange mehr erhalten. Am bedeutendsten ist die Reduction bei Apteryx, welcher nur Einen durch ein Phalangenstück repräsentirten Finger besitzt.

Die Mannichfaltigkeit der Anpassungsverhältnisse an verschiedene Verrichtungen erzeugt bei den *Säugethieren* nicht mindere Verschiedenheiten im Baue des Armskelets. Wir finden hier mehrere vorzüglich an dem Endabschnitte des Armskelets sich charakterisirende Formenreihen, von denen die eine durch die Erhaltung sämmtlicher Skelettheile ausgezeichnet ist. Wenn sie auch durch Verkümmerung einzelner Finger oder völliges Schwinden derselben viele Modificationen bietet, so ist hier der Extremität doch ein mehrseitiger Gebrauch erhalten. Eine freiere Beweglichkeit der beiden Knochen des Vorderarmes, sowie die Verbindung der Hand mit nur einem derselben, lässt in dieser Reihe die als Pronatio und Supinatio bekannte Bewegung in sehr verschiedenem Maasse entfaltet auftreten, und enthebt die Vorderextremität ihrer niederen Function als blosser Stützapparat, indem sie dieselbe auf höherer Stufe zum Greiforgane sich umgestalten lässt. Die letztere Erscheinung kommt sowohl bei den Didelphen als auch bei den monodelphen Unguiculaten zum Ausdruck und erreicht ihre höchste Form bei den Affen und beim Menschen. Der Carpus besitzt die drei primitiven Stücke der ersten Reihe; Radiale (Scaphoid), Ulnare (Triquetrum) und Intermedium (Lunare). Nicht selten kommt auch noch ein Centrale vor (Nager, Insectivoren, Halbaffen, selbst beim Orang). Die Carpalknochen der distalen Reihe bieten regelmässig die Verschmelzung der beiden ulnaren zu einem Hamatum dar (vergl. 223. I. II.).

Fig. 221.



Die aus dieser Formenreihe hervorgebildeten Modificationen stehen wieder in engstem Connexe mit der Verrichtung, und wir treffen in ihnen sowohl beträchtliche Verlängerungen einzelner Abschnitte

Fig. 220. Armskelet von *Ciconia alba*. *h* Humerus. *u* Ulna. *r* Radius. *c c'* Carpus. *m* Metacarpus. *p p' p''* Phalangen des 1—3 Fingers.

Fig. 221. *A* Vorderextremität von *Talpa europaea*. *sc* Scapula. *i* Clavicula. *h* Humerus. *r* Radius. *u* Ulna. *c* Carpus. *m* Metacarpus. *a* Accessorischer Knochen. *B* Humerus.

bei der Verwendung des Armes zum Flugorgane (Chiroptera), sowie auch Verkürzungen und massivere Gestaltungen einzelner Theile in vielen Fällen, wo der Arm gleichfalls in vorwiegend einseitige Verwendung wie beim Graben etc. kommt, wofür manche Edentaten, dann der Maulwurf etc. Beispiele liefern (vergl. Fig. 221).

Die zweite Reihe besteht bei den Cetaceen. Die Vorderextremität bildet hier ein in seinen einzelnen Abschnitten wenig bewegliches Ruderwerkzeug, wo die einzelnen Skeletelemente sogar jede Gelenkverbindung verlieren können (Walfische, Delphine) und zu einer ungegliederten flossenartigen Masse vereinigt sind (Fig. 222). Uebergänge hiezu bieten die Sirenen. Bei einer dritten Reihe wird die Vorderextremität blosses Stütz- und Bewegungsorgan, wobei der Handabschnitt Rückbildungen der einzelnen Finger erleidet. Dass hier kein primärer Zustand vorliegt, ergibt sich aus der relativen Stellung der Vorderarmknochen, aus der eine Abstammung von der in der ersten Reihe aufgeführten Form der Gliedmaassen zu ersehen ist. Bei den Meisten sind Radius und Ulna in unbeweglicher Verbindung, was bis zu einer Rückbildung einzelner Theile dieser Knochen mit völliger Verwachsung derselben führen kann. Unbeweglich erscheinen sie bei den Artiodactylen, unter denen bei den Wiederkäuern das distale Ende der Ulna rudimentär wird. Bei den Tylopoden und Einhufern ist letzteres ganz geschwunden und der obere Theil der Ulna ist mit dem Radius zu Einem Knochen verschmolzen.

Fig. 222.

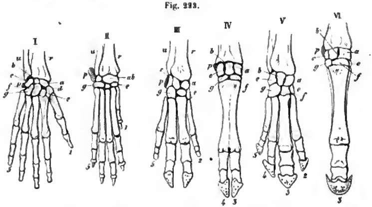


Der Carpus wird stets nur aus zwei Reihen gebildet, indem ein Centrale nicht mehr vorkommt. Je nach dem Verhalten der Finger lassen sich zwei Abtheilungen als Perissodactyle und Artiodactyle unterscheiden. Bei den letzteren fehlt beständig der erste Finger und von den vier übrigen ist der dritte und vierte vorwiegend entfaltet (Fig. 223. III. IV), so dass die beiden anderen (2 u. 5) oft nicht zur Berührung des Bodens kommen (Schweine, mehrere Moschusthiere). Dann geht der fünfte Finger verloren, so dass nur der dritte und vierte entwickelt sind und der zweite einen unansehnlichen Anhang vorstellt (Anoplotherium). Das Uebergewicht des dritten und vierten Fingers wird noch bedeutender durch die Verschmelzung der beiden Metacarpalien (Fig. 223. IV), indess der zweite und fünfte Finger rudimentär werden (Rinder, Schaafe, Hirsche etc.). Die Reihe der Perissodactylen beginnt gleichfalls mit vierfingerigen Handformen, aber hier besitzt nur Ein Finger (der dritte) das Uebergewicht (Tapire) (Fig. 223. V). Mit Rückbildung des fünften schon im letzten Falle kleinsten Fingers (Palaeotherium) schliesst sich der zweite und vierte Finger dem dritten als Anhang an (Hipparion) und durch die Reduction der beiden seitlichen Finger auf ihre blossen Metacarpalstücke, die als »Griffelbeine« dem ansehnlichen Metacarpus des

Fig. 222. Vordere Extremität eines jungen *Delphin*. *s* Scapula. *h* Humerus. *r* Radius. *u* Ulna. *c* Carpus. *m* Metacarpus. *ph* Phalangen.

dritten Fingers angelagert sind (Fig. 223. VI) wird der letztere zur einzigen Stütze der Gliedmaasse (Equus).

Fig. 223.



Die Zahl der Phalangen der einzelnen Finger bietet nur bei den Walthieren eine Vermehrung dar, bei allen Uebrigen ist sie für den ersten Finger auf zwei, für die anderen auf drei beschränkt.

Die Reduction der Brustflosse auf das Armskelet muss in der Veränderung der Lebensweise, durch den Uebergang vom ausschliesslichen Aufenthalte im Wasser zu einem wenn auch nur theilweisen Aufenthalte auf dem Lande, ihre Erklärung finden; sie geht aus einer Anpassung hervor. Wie bei einem Theile der Urodelen sich ein Hautsaum als Rest der unpaaren Flossen erhalten hat, so besteht bei Manchen ein am ulnaren Rande der vorderen und am fibularen der hinteren paarigen Gliedmaassen vorhandener Hautsaum als Andeutung der ursprünglich in jener Richtung vergrösserten Extremitätenbildung, wodurch deutlich auf die Flossenform verwiesen wird (Amphiuma). Neben der Reduction findet sich aber auch eine Differenzirung, indem die einzelnen Abschnitte der Extremität nicht mehr gleichwerthige, blos die Oberflächenvergrösserung bedingende Stücke sind, sondern in verschiedener Weise gegen einander beweglich, ebenso viele auf einander wirkende Hebelarme vorstellen, von denen nur einer, der Humerus, unmittelbar auf den Körper wirkt. Darin liegt eine bedeutendere Verschiedenheit zwischen Brustflosse und Armskelet als in der Zahl und Anordnung der Skelettheile. Die Locomotion geschieht also mittelst des Armskelets durch ein System von Hebeln, während sie bei der Flosse nur durch einen einzigen Hebelarm geleistet wird. Diese Differenzirung wird von einer Gelenkbildung begleitet. Die Flosse besitzt nur ein einziges Gelenk, jenes am Schultergürtel. Das Armskelet lässt ausser diesem noch zwischen den einzelnen Hauptabschnitten Gelenke entstehen. Im niedersten Zustande — bei den urodelen Amphibien — bleiben die einzelnen Stücke jener Abschnitte des Armskelets einander fast gleichwerthig, sie sind unbeweglich aneinander gelagert. Am längsten erhält sich das am Carpus. Aber schon bei den Reptilien greift auch hier die Differen-

Fig. 223. Handskelete von *Säugethieren*. I. *Mensch*. II. *Hund*. III. *Schwein*. IV. *Rind*. V. *Tapir*. VI. *Pferd*. *r* Radius. *u* Ulna. *a* Scapheid. *b* Lunare. *c* Triquetrum. *d* Trapezium *e* Trapezoid. *f* Capitatum. *g* Hamatum. *p* Pisiforme.

zirung Platz und die vorher mit ebenen Flächen einander verbundenen Stücke bieten eine grössere Mannichfaltigkeit der Gelenksculptur, was dann bei den Säugethieren in eine noch bedeutendere Individualisirung der Carpusstücke fortgesetzt wird. Dem Carpus schliessen sich noch accessorische Theile an. Bei den Schildkröten treffen wir bereits einzelne solcher Knochen an der Volarfläche. Ein grösserer lagert an der Ulnarseite in der Sehne eines Muskels. Dieser Knochen, obschon noch variabel in Lagerung, erhält sich fort und wird damit zu einem typischen Skelettheile, das man als Os pisiforme bezeichnet. Es ist also ein dem Carpus ursprünglich fremdes Stück, und tritt auch niemals in den Carpus ein. Bedeutenden Umfang erreicht es bei vielen Säugethieren (Fig. 223. p).

Die allmählich fortschreitende Vermannichfachung der Bewegungen der einzelnen Theile des Armskelets, sowie die Verschiedenartigkeit der Verwendung ruft in den Grösse- und Formverhältnissen jener Theile gleichfalls viele Veränderungen hervor. Solange die Extremität noch als Ruderorgan dient, bieten ihre Abschnitte geringere Längenentwickelung. Die Länge der Theile wächst mit der Verwendung als Stütz- und Bewegungsorgan auf dem festen Lande, und hier sind es vernehmlich Ober- und Vorderarmknochen, die gegen die Theile der Hand ein Uebergewicht gewinnen. Doch können die letzteren an Mittelhand und Fingern wieder bei einseitiger Verwendung eine grössere Volumsentfaltung erreichen, wie dies bei denjenigen Säugethieren der Fall ist, an deren Extremität ein oder einige Finger unter Verkümmerung der andern sich vorwiegend ausbilden, oder wie es bei der Verwendung der Vorderextremität zum Flugorgan sich trifft. Da es sich in letzterem Falle im Allgemeinen um Herstellung einer grossen, von Seite des Integumentes gebildeten, vom Extremitätenskelet gestützten Fläche handelt, so werden die einzelnen Abschnitte des Armskelets in verschiedenartige Betheiligung treten können. Dies sehen wir in den drei Hauptformen der Flugwerkzeuge der Wirbelthiere. Ausser der allgemeinen Verlängerung der Ober- und Vorderarme ist es vorzüglich das Handskelet, welches die bedeutendsten Veränderungen zeigt. Bei den Vögeln dient das ganze, wie oben bemerkt, rudimentäre Handskelet zur Verlängerung des Flügels. Es ist um so länger, je bedeutender das Flugvermögen ist, am längsten bei den Trochiliden und bei Cypselus. Die Fläche der Flugorgane wird functionell durch die Befiederung vergrössert. Beim Fehlen letzteren Umstandes tritt eine compensatorische Vergrösserung durch bedeutendere Ausdehnung des Handskelets ein. Bei den *Pterodactylen* hält der bereits am Metacarpus vergrösserte, aber vorzüglich an den vier Phalangenstücken ausserordentlich verlängerte fünfte Finger die Flughaut ausgespannt. Unter den fliegenden Säugethieren, den *Chiropteren*, ist der Radius der Hauptknochen des Vorderarms, da die Ulna rudimentär geworden. Als Stütze der Flughaut erscheinen ausser den Armknochen noch vier, sowohl am metacarpalen Abschnitt als an den einzelnen Phalangen beträchtlich verlängerte Finger, so dass nur der Daumen seine ursprüngliche Beschaffenheit behält.

Während die Flosse mit dem Schultergürtel der Selachier durch pfannenförmige Vertiefungen sich verbindet, erscheint von den Amphibien an die Pfanne am Schultergürtel gelegert, dazu ein Gelenkkopf am Humerus. Er besitzt eine quergestellte Gelenkfläche, die noch mehr bei Reptilien und Vögeln in dieser Richtung sich entfaltet. Erst bei den Säugethieren tritt eine mehr rundliche Form des Gelenkkopfs auf. In seiner Nähe entstehen Höcker zur Muskelinsertion, als Tuberculum minus und majus unterschieden. Sie sind bereits bei Amphibien angedeutet.

Mit dem Auftreten eines Gelenkes zwischen Ober- und Vorderarm prägt sich eine Winkelstellung dieser beiden Abschnitte aus. Die mit der Gelenkbildung gegebene freiere Beweglichkeit erfährt durch eine Verlängerung der Ulna nach hinten einige Beschränkung. Dieser Fortsatz (Olecranon) entwickelt sich noch mehr bei Reptilien und Vögeln, am meisten bei den Säugethieren, wo er an der Herstellung des Char-

niergelenkes sich wesentlich betheiligt. Die geringe Entwickelung des Olecranon wird bei den Chiropteren compensirt durch ein häufig in der Sehne des M. extensor brachii triceps gelagertes Sesambein. Man hat es als »Patella brachialis« bezeichnet. Eine ähnliche Bildung kommt auch bei Amphibien und Reptilien (Schildkröten) vor.

Von zahlreichen andern Eigenthümlichkeiten können noch folgende in der Kürze angeführt werden.

Unter den Amphibien besteht eine Rückbildung der Fingerzahl auf 3 bei Siren und Proteus. Bei den übrigen ist der Daumen rudimentär (Anuren) oder er fehlt ganz (Urodelen). Die Carpusstücke bleiben grösstentheils knorpelig, namentlich bei Perennibranchiaten. Einige verschmelzen mit einander, z. B. bei den Fröschen die drei der drei letzten Finger.

Unter den Reptilien ist bei den Chamäleonten eine eigenthümliche Scheidung im Carpus aufgetreten, durch Anschluss der Knochen der distalen Reihe an den Metacarpus, so dass sie mit den zugleich in der Phalangenzahl beschränkten Fingern beweglich sind. Eine Anpassung an die Flossenbildung bietet die Hand der Seeschildkröten, durch platte Gestaltung der einzelnen Carpusstücke. Bei Landschildkröten tritt für einige der letzteren eine Verschmelzung ein.

Bei den Vögeln ist die geringe Volumsentwickelung der gesammten Vorderextremität bei den Ratiten bemerkenswerth. Der Carpus besitzt bei Apteryx sowie bei Dromaeus nur ein Stück. Bei diesen besteht zugleich eine noch weiter gehende Verkümmerung der Finger. Der erste Finger ist am längsten bei Schwimmvögeln, rudimentär wird er bei Aptenodytes. Bei den Saururen waren die Endglieder zweier Finger mit Krallen versehen. Unter den Ratiten besteht dies noch bei Struthio und Rhea. Bei Apteryx trägt der einzige Finger eine Kralle und auch bei manchen Carinaten (Parra, Megapodius, Palamedea etc.) ist eine Kralle am ersten Finger erhalten.

Die zahlreichsten, aus Anpassungen untergeordneter Art abzuleitenden Besonderheiten bieten die einzelnen Abtheilungen der Säugethiere dar. Ein Verwachsen des Metacarpus mit der ersten Phalangenreihe tritt bei den Tardigraden auf. Bei andern Edentaten findet sich eine ausserordentlich ungleiche Entwickelung des Umfanges der einzelnen Finger, indem einer oder einige über andere prävaliren, wie dann auch ebenso einzelnen Fingern eine besondere Organisation zukommen kann, durch welche sie bald rückgebildet, bald in eigenthümlicher Ausbildung sich darstellen. Die Prosimiae liefern dafür Beispiele.

Beschreibungen des Säugethiercarpus gibt W. Th. Vrolik, Aanteekeningen over de ontleedkunde van den Carpus. Leiden 1866.

Hintere Gliedmaassen.

Beckengürtel.

§ 203.

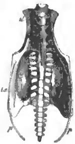
Der Beckengürtel der Wirbelthiere bietet eine ähnliche Reihe von Erscheinungen, wie sie am Brustgürtel dargestellt wurde. Doch ist hier zu beachten, dass die bezüglichen Modificationen der Verschiedenartigkeit der Leistungen der hinteren Extremität entsprechend in anderer Weise sich gestalten müssen. Die Homologie beider Skeletabschnitte wird daher um so vollständiger zu erkennen sein, je gleichartiger die Functionen beider Extremitäten sind, und diese Gleichartigkeit wird um so vollständiger sich finden, je niederer die Stufe der Differenzirung ist.

Wie dem Schultergürtel liegt auch dem Beckengürtel ein einfaches Knorpelstück zu Grunde. Dieses bildet bei den *Selachiern* nur selten Fortsätze in dorsaler Richtung und zeigt bei einzelnen eine Tendenz zur Theilung in zwei. Ein continuirliches Stück stellt es bei *Lepidosiren* vor. Bei den *Ganoiden* besteht die Trennung beständig und ebenso sind beide Beckenknochen bei den *Teleostiern* getrennt und nur durch mediane Bandverbindung, zuweilen auch durch Naht, in Zusammenhang. Sie erleiden hier bedeutendere Lageveränderungen, indem sie in mehreren Abtheilungen verschieden weit nach vorne gegen den Schultergürtel gerückt sein können (Pisces thoracici), um endlich sogar mit diesem im Zusammenhang zu treten (Pisces jugulares).

Bei den *Amphibien* wird durch die Verbindung der beiden Beckenknochen mit der Wirbelsäule die Grundform des Beckens der höheren Wirbelthiere angebahnt; zugleich lassen sich an der Verbindungsstelle mit dem Femur zwei Abschnitte unterscheiden: der dorsale, einem Querfortsatze angeheftete, wird als Darmbein (Ilium), der ventrale, median mit dem der andern Seite verbundene als Scham-Sitzbein bezeichnet. So verhält sich das Becken der Urodelen. Eine eigenthümliche Modification erleidet diese Form bei den Anuren (vergl. Fig. 179), indem die langen und schmalen Darmbeine (*il*) sich mit den zu einer senkrechten Scheibe umgewandelten und unter einander verschmolzenen Scham-Sitzbeinen (*is*) vereinigen.

Bei den *Reptilien* macht sich eine Entfaltung des Ilium in die Breite bemerkbar; dem entsprechend verbindet es sich mit zwei Wirbeln bei Schildkröten, Eidechsen und Crocodilen, bei verschiedenen fossilen Sauriern (Dinosaurier) mit einer grösseren Zahl. Die Schamsitzbeine werden bei den Schildkröten und Eidechsen durch ein in dem primären einfachen Stücke aufgetretenes Fenster (Foramen obturatum) in einen vorderen, das Schambein, und in einen hinteren, das Sitzbein repräsentirenden Ast getheilt, die sich von jeder Seite her untereinander verbinden. Einfach ist das Scham-Sitzbein der Crocodile. Man hat es daher auch als Sitzbein gedeutet, und einen davor liegenden Knochen als Schambein angesehen. Da der letztere gesondert auftritt, wird er den typischen Beckenknochen nicht beigezählt werden dürfen.

Fig. 224.



Die Trennung der drei Stücke zeichnet das Becken der *Vögel* aus, bei welchem die Darmbeine (Fig. 224. *il*), mit einer beträchtlichen Ausdehnung, eine Verbindung mit einer grösseren Wirbelzahl erlangen. Auch die langgestreckten Sitzbeine gehen Verbindungen mit Wirbeln ein. Die Schambeine sind nur beim afrikanischen Strausse noch in einer Symphyse verbunden, bei den übrigen legen sie sich als lange und schmale Knochen (Figg. 182. 224. *p*) dem Rande der Sitzbeine (*is*) an, ohne eine mediane Verbindung zu finden.

Fig. 224. Becken von *Numida meleagris* von vorne. *il* Darmbein. *is* Sitzbein. *p* Schambein.

Am Becken der *Säugethiere* sind die drei aus Verknöcherung des jederseitigen Beckenknorpels hervorgehenden Stücke längere Zeit als bei den Vögeln selbständig, verschmelzen aber gleichfalls zu einem einzigen »Hüftbein«, an welchem man sie als in der Pfanne vereinigte Abschnitte unterscheidet. Das Darmbein verbindet sich mit einer sehr verschiedenen Zahl von Wirbeln. Auch das Sitzbein kann z. B. bei Edentaten (Dasypus, Bradypus) mit dem Kreuzbeine Verbindungen eingehen, wodurch die Zahl der Sacralwirbel sich bedeutend erhöht. Die ventrale Verbindung der beiden Hüftbeine in einer Scham-Sitzbeinfuge kommt noch bei den Beutelthieren, vielen Nagern und den meisten Artiodactylen und Perissodactylen vor, und bedingt eine langgestreckte Form des Beckens. Bei Insectivoren und Carnivoren beschränkt sich die Verbindung mehr auf die beiden Schambeine, und in den höheren Ordnungen findet dies noch entschiedener statt. Doch ist auch bei den Affen durch eine lange Schambeinfuge und Schmalheit des Kreuzbeins eine langgestreckte Beckenform bedingt, die durch die geringe Breite und mindere Divergenz der Darmbeine von der menschlichen sich unterscheidet.

Fig. 225.



Fig. 226.



Als eine selbständige Anpassung und keineswegs in Beziehung mit den offenen Becken der Vögel, besteht bei manchen Säugern z. B. Insectivoren und Chiroptern, an der Stelle der Schambeinsymphyse eine blosse Bandverbindung, welche bei weiblichen Individuen sogar eine bedeutende Ausdehnung erhalten kann (z. B. bei Erinaceus).

Fig. 227.



Bei dem Mangel einer hinteren Extremität erliegt auch der Beckengürtel einer Rückbildung. So wird er bei den Cetaceen meist durch zwei sowohl unter sich als auch von der Wirbelsäule getrennte Knochen dargestellt, welche rudimentäre Scham-Sitzbeine vorstellen.

Vor den Schambeinen finden sich bei Monotremen und Beutelthieren noch zwei besondere Knochenstücke, die gerade oder schräg nach vorne gerichtet sind, und wegen ihrer Beziehungen zu der Beutelbildung als Beutelknochen (Ossa marsupialia) (Fig. 227. *m*) bezeichnet werden.

Die Beckentheile der Fische bieten im Vergleiche zum Brustgürtel Rückbildungen dar, was mit dem Verhalten der bezüglichen Extremitäten in völligem Einklange steht.

Fig. 225. Becken von *Procyon lotor*.
Fig. 226. Becken von *Talpa europaea*.
il Darmbein. *is* Sitzbein. *p* Schambein. *s* Kreuzbein. *c* Schwanzwirbel.
Fig. 227. Linke Beckenhälfte von *Echidna* von innen gesehen. *il* Darmbein. *s* Verbindungsfläche desselben mit der Wirbelsäule. *is* Sitzbein. *p* Schambein. *m* Beutelknochen.

Die Lagerung dieser besonders bei Teleostiern vielfach variirenden Knochen erhält sich stets am Bauchende bei allen Selachiern, bei Chimären und den Dipnoi, sowie allen Ganoiden. Unter den Teleostiern bieten nur die den Ganoiden am nächsten stehenden Physostomen constant jene Lagerung des Beckens dar. In den andern Abtheilungen ist dieses Verhalten mindestens nicht mehr durchgreifend. Bei Vielen ist das Becken mit der Extremität verloren gegangen, oder nur in Rudimenten vorhanden. Unter den Amphibien fehlt es den Cöcilien, auch bei Siren. Ein vor der Schambeinsymphyse gelagertes Skeletstück kommt am Becken der Derotremen und Salamandrinen vor und erscheint als ein unpaarer, vorne in zwei seitliche Schenkel auslaufender Knorpel. Unter den Anuren ist ein ähnliches vorne in eine Platte gestaltetes Gebilde bei Dactylethra beobachtet, so dass sich auf eine ursprünglich der ganzen Classe zukommende Verbreitung schliessen lässt. Die Deutung dieser Theile muss vorläufig noch unbestimmt gelassen bleiben.

Unter den Reptilien fehlt das Becken den meisten Schlangen, nur die Peropoden, ferner die Tortricinen und Typhlopinen besitzen Rudimente, welche frei in der Bauchgegend liegen. Es sind also Rudimente des unteren Abschnittes. Dadurch unterscheiden sie sich von dem rudimentären Becken fussloser Saurier, z. B. dem mancher Scincoiden etc., deren Rudimente durch ihre Verbindung mit der Wirbelsäule sich als obere, dem Ilium zugehörige Beckentheile kundgeben. An den Hinterrand der Symphyse mancher Saurier, z. B. bei Chamäleo, Iguana etc. schliesst sich ein besonderes Knochenstück an, welches zuweilen knorpelig bleibt, oder auch durch einen Fortsatz des Beckens vertreten sein kann. Es ragt längs der Cloake vor. Ueber das Becken der Reptilien vergl. Gorski, Becken der Saurier. Dorpat 1852.

Die Rückbildung des Beckens bei den Sirenen und Walthieren, wo es meist durch zwei mit keinem andern Skelettheile vereinigte Stücke repräsentirt wird, bietet verschiedene Grade dar. Ausser dem gewöhnlichen Stücke kommen den Balänen noch andere rudimentäre Knochen zu, die als Reste einer hinteren Extremität (Femur und Tibia) zu erklären sind, und auch bei dem fossilen Halitherium existirt am Rudimente eines Sitz-Schambeines, ein rudimentäres in einer Pfanne articulirendes Femur. (Mayer, A. A. Ph. 1848. S. 582. Van Beneden, Bull. Acad. Belge. II. xxv. S. 57.

Hinterextremität.

§ 204.

Die für die Vorderextremität geschilderten Einrichtungen greifen in ähnlicher Weise auch für die hintere Gliedmaasse Platz. Sie bildet bei den *Fischen* die Bauchflosse. Ihr Skelet zeigt bei den *Selachiern* eine ähnliche Beschaffenheit wie jenes der Brustflosse und als bedeutendste Verschiedenheit kann im Vergleiche mit jener der gänzliche Mangel des als Propterygium beschriebenen Abschnittes angeführt werden. Selbst von dem Mesopterygium sind nur Rudimente vorhanden, die auf das Basale und einige Radien beschränkt sind. Dagegen bildet das Metapterygium immer den Hauptabschnitt, bei Vielen das ausschliessliche Skelet der Flosse. Gewöhnlich ist das Basale beträchtlich verlängert, so dass ihm eine grosse Anzahl nur wenig gegliederter Radien angefügt ist. Eine besondere Veränderung gehen die dem Basalstück folgenden Endstücke ein, indem sie bei den Männchen in eine Halbrinnen differenzirt als Begattungsorgan fungiren. Sie erscheinen dann durch ihre bedeutende Grösse wie Anhänge der Bauchflosse, und kommen in ähnlicher Weise auch den Chimären zu. Durch eine der Reduction des Brustflossenskelets sehr ähnliche peripherische Rückbildung

entsteht das Skelet der Bauchflosse bei *Ganoiden*, von denen jenes der Teleostier gleichfalls ableitbar ist. Doch zeigt sich entsprechend der geringeren Entwickelung der gesammten Bauchflosse meist eine bedeutende Vereinfachung, sowohl im Volum als in der Anzahl der einzelnen Stücke. Dasselbe gilt auch für die *Teleostier*, bei denen wie bei den Ganoiden wiederum dieselbe Betheiligung des Hautskelets an der Flächenvergrösserung der Bauchflosse stattfindet, wie es bereits für die Brustflosse aufgeführt ward.

Bezüglich der Vergleichung der Hinterextremität der höheren Wirbelthiere mit der Bauchflosse der Fische, muss ich das schon bei der Brustflosse Aufgeführte in Anwendung bringen. Wie dort ist auch hier eine Ableitung der einfachen Extremität aus dem complicirten Flossenskelet der Selachier möglich, wobei das Metapterygium dieselbe Rolle wie an der Bauchflosse spielt. Die Gliederung der Extremität in einzelne Abschnitte bildet gleichfalls eine Wiederholung des am Armskelete getroffenen Verhaltens. Wir unterscheiden Oberschenkel mit dem Femur, Unterschenkel mit Tibia und Fibula, an welche der Fuss mit dem Tarsus, Metatarsus und den Phalangen als Endabschnitt sich anreiht. Die vier Zehen lassen sich mit den sie tragenden Skelettheilen gleichfalls als Glieder von Radien betrachten, die von einer vom Femur durch Tibia zur Innenzehe verlaufenden Knochenreihe ausgehen, und die damit der Innen- oder grossen Zehe zukommende Verschiedenheit bei der primären Constitution des Fusskelets äussert sich, ähnlich wie am Daumen der Hand, durch grössere Selbständigkeit im Vergleiche mit den übrigen Zehen.

Auch bei den höheren Wirbelthieren ist somit die Gleichartigkeit des Baues beider Gliedmaassen in den Skeletverhältnissen deutlich zu erkennen: bei den *Enaliosauriern* sind die Skelettheile der Hinterextremität eine vollständige Wiederholung jener der vorderen, und selbst bei einem Theile der *Amphibien* (den Urodelen) treffen wir im Hauptsächlichsten ein gleiches Verhalten, so dass es einer Aufführung des Einzelnen nicht weiter bedarf. Wenn wir für das in Fig. 219 gegebene Schema einer Vorderextremität andere Bezeichnungen setzen, so erhalten wir daraus das primitive Fusskelet. Da sich bei den meisten Urodelen die Fünfzahl der Endstücke oder Zehen der Hintergliedmaassen erhält, so ist die Uebereinstimmung mit der primitiven Form noch deutlicher als am Armskelete vorhanden. Dagegen ist bei den Anuren eine bedeutendere Veränderung aufgetreten, die sich vorzüglich am tarsalen Abschnitte ausprägt, während das Femur, sowie auch die Knochen des Unterschenkels nur untergeordnete Modificationen darbieten, zu welchen ihre Verschmelzung zu Einem Stücke gehört. An der Stelle dreier Tarsalstücke treffen wir nur zwei sehr lange aber an den Enden häufig verschmolzene Knochen, die man als Astragalus und Calcaneus bezeichnet. Der erstere wird aus der Verbindung des Tibiale und Intermedium hervorgegangen sein, da eine solche, bei Reptilien wenigstens, in grosser Verbreitung sich trifft. Der Calcaneus dagegen entspricht dem Fibulare der Urodelen. Auch die distale Reihe der Tarsusknochen bietet bedeutende Reductionen, die besonders an den äusseren sich geltend machen.

Bei den *Schildkröten* bestehen zwar die einzelnen Theile der Extremität grossentheils deutlich unterscheidbar, allein es macht sich am Tarsus eine

allmähliche Verschmelzung einzelner Knochen bemerkbar, welche für das Verständniss des Fusskelets sowohl der übrigen Reptilien als auch der Vögel belangreich ist. Ein Intermedium ist mit dem Tibiale zu einem Astragalus vereinigt, und diesem ist noch das Centrale angeschlossen, oder auch völlig mit ihm verschmolzen. Ebenso stellt das vierte und fünfte Tarsale einen einzigen Knochen, das Cuboides, vor. Durch die Herstellung Eines Knochenstückes aus der ersten Tarsalreihe und durch die feste Verbindung dieses Stückes mit Tibia und Fibula tritt eine eigenthümliche Articulationsweise des Fusses auf. Derselbe bewegt sich in einem Intertarsalgelenk. Etwas verschieden gestaltet sich das Fusskelet der *Crocodile*. Tibia und Fibula articuliren hier mit zwei Knochen, davon das fibulare Stück als Calcaneus die grösste Beweglichkeit besitzt. Der der Tibia verbundene grössere Knochen ist dem schon bei Schildkröten verschmolzenen Tibiale, Intermedium und Centrale gleich zu setzen. Ihm articulirt ein Knorpelstück, das sich enger mit dem Metacarpus verbindet, während mit dem Fibulare ein Cuboides articulirt. Durch die Selbständigkeit des Fibulare wird eine erst bei den Säugethieren wieder auftretende Eigenthümlichkeit dargestellt, die den Crocodilfuss von jenem anderer Reptilien unterscheidet, mit welchem er in den übrigen Verhältnissen übereinstimmt. Auch bei den *Eidechsen* besteht ein solches Verhältniss, und der aus der Verschmelzung von vier primären Elementen hervorgegangene Tarsalknochen (Fig. 228. *A. ts*) zeigt in seiner Anlage keine Andeutung seiner einzelnen Bestandtheile mehr. Indem sich so ein Tarsalabschnitt wenigstens functionell mit dem Unterschenkel verbindet, geht der noch übrige Abschnitt (*ti*) des Tarsus Verbindungen mit dem Metatarsus ein, so dass die Zahl seiner Stücke sich dadurch häufig verringert.

In diesen Einrichtungen sehen wir eine Vorbildung des Baues des Vogelfusses. Nur im embryonalen Zustande (Fig. 228. *B*) zeigt dieser die bei Reptilien bleibend gegebenen Verhältnisse. Am Unterschenkel treffen wir Tibia (*t*) und Fibula (*p*), die letztere bis zum Tarsus reichend. Der Tarsus legt sich aus zwei immer getrennten Knorpelstücken an, das obere (*ts*) ist dem bei Reptilien aus vier Elementen sich zusammensetzenden Knochen gleich, das untere (*ti*) entspricht der distalen Reihe von Tarsusknochen. Wenn beide Knochen nicht wieder in einzelne,

Fig. 228.

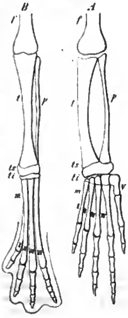


Fig. 228. Fusskelet eines *Reptils* (Eidechse) (*A*) und *Vogels* (*B*), letzteres im embryonalen Zustande dargestellt. *f* Femur. *t* Tibia. *p* Fibula. *ts* Oberes, *ti* unteres Tarsusstück. *m* Mittelfuss. *I—V* Metatarsalstücke der Zehen.

den primitiven Elementen entsprechende Stücke zerfallen, so erklärt sich dies aus der schon bei den Reptilien getroffenen Verschmelzung. Es ist also hier ein Vererbungszustand von Einrichtungen zu sehen, für welche in niederen Abtheilungen bereits Vorbereitungen getroffen sind. Der Metatarsus besteht ursprünglich aus vier discreten Knorpelstücken (*B. I—IV*), an welche sich die Anlagen der Zehen schliessen. Die Veränderung des embryonalen Verhältnisses zeigt sich am Unterschenkel in einer Rückbildung der Fibula (Fig. 229. *b'*), welche später nur wie ein unansehnlicher, niemals den Tarsus erreichender Anhang (*b'*) der Tibia (*b*) ansitzt. Mit der Tibia verschmilzt der obere Tarsalknorpel und bildet ihren Gelenkkopf, der untere Tarsalknorpel vereinigt sich mit dem durch Verschmelzung der drei längeren Metatarsusknochen entstehenden einheitlichen Stücke (*c*), an welchem Trennungsspuren meist nur noch am distalen Ende durch die einzelnen Capitula fortbestehen. Das Metatarsusstück der ersten oder Innenzehe erhält sich selbstständig, und bleibt meist ein kleiner dem grossen »Laufknochen« (Tarso-Metatarsus) angefügten Anhang. Am Vogelfusse sind somit die bei den Reptilien ausgesprochenen Einrichtungen weiter entwickelt; die Theile, welche dort nur feste Verbindungen zeigten, sind hier verschmolzen, aber die Bewegung des Fusses findet in demselben Intertarsalgelenke statt.

Fig. 229.



Bezüglich der Zehen treffen wir, abgesehen von den Rückbildungen innerhalb engerer Abtheilungen, die Fünfzahl auch bei Reptilien vorherrschend; erst bei den Vögeln sinken sie constant auf vier oder drei, sogar auf zwei bei Struthio. Die Phalangen der Zehen zeigen im Allgemeinen eine Zunahme von der aus zwei Stücken bestehenden Innenzehe an bis zur vierten Zehe, die aus fünf Phalangen besteht. Dies gilt für Eidechsen, Crocodile und Vögel. Eine geringere Zahl besitzen Amphibien und Schildkröten.

Durch die Veränderungen, welche der Tarsus bei den Reptilien und Vögeln einging, wird es unmöglich, daraus Anknüpfungspuncte für das Fussskelet der *Säugethiere* zu gewinnen. Durch das bei den letzteren wenigstens in den Zahlenverhältnissen unveränderte Fortbestehen der Einrichtungen des Amphibientarsus, werden wir nur dort das Vergleichungsobject suchen dürfen.

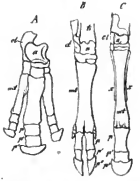
Von den Skelettheilen des obern Abschnitts ist das Femur in der Regel der kürzere, besonders bei Ungulaten, aber auch bei vielen Anderen ist dies ausgeprägt. Bei den Perissodactylen ist es durch einen dritten Trochanter ausgezeichnet. Am Unterschenkel erhält die Tibia die Hauptrolle, die Fibula wird häufig rudimentär, besonders bei Wiederkäuern und Einhufern. Bei den ersteren erhält sich das distale Endstück, welches mit der Tibia wie mit dem Tarsus (dem Astragalus) articulirt, und anscheinend dem letzteren zu-

Fig. 229. Hintere Extremität von *Buteo vulgaris*. *a* Femur. *b* Tibia. *b'* Fibula. *c* Tarso-Metatarsus. *c'* Dasselbe Stück isolirt von vorne gesehen. *d d' d'' d'''* Vier Zehen.

getheilt wird. Auch Verwachsungen von Tibia und Fibula kommen zuweilen vor (z. B. bei Nagern, Insectivoren).

Den am meisten charakteristischen Abschnitt bildet der Tarsus, der im Anschlusse an den Unterschenkel zwei Skeletstücke besitzt, den Astragalus (Fig. 230. *a*) und Calcaneus (*cl*). An letzterem ist die bei Crocodilen angedeutete Fortsatzbildung weiter entwickelt. Zwischen dem Astragalus und dem Unterschenkelskelet hat sich das wichtigste Gelenk des Fusses, das Sprunggelenk gebildet. An diesem nimmt die Tibia den grössten Antheil, während die Fibula, da wo sie nicht vollständig rudimentär geworden, nur mit einer geringen Oberfläche in die Gelenkbildung eingeht. Zuweilen bieten diese beiden Knochen bedeutende Verlängerungen dar, wie bei den Macrotarsi unter den Prosimiae. Das Centrale erhält sich selbständig, rückt aber an den innern Fussrand vor, und wird als Naviculare bezeichnet. Von den fünf Knochen der distalen Reihe sind die zwei äusseren stets nur durch Einen, das Cuboides, vertreten, die drei inneren bleiben zumeist getrennt; sie stellen die Keilbeine vor. Mit der Verminderung der Zehen tritt häufig auch an den letzteren eine Reduction ein, sie können sogar mit dem Metatarsus verschmelzen, wie z. B. bei Faulthieren. Auch das Cuboides kann mit dem Naviculare verschmelzen (Wiederkäuer). Bezüglich des Mittelfusses und der Zehen ergeben sich im Allgemeinen ganz ähnliche Modificationen, wie wir sie am Handskelete auseinandersetzten. Während in der einen Abtheilung fünf, nur geringe Unterschiede besitzende Zehen fortbestehen, von denen häufig nur die Innenzehe verkümmert, treffen wir in der anderen Reihe die Reductionen in einem grossartigeren Maasstabe ausgeführt und bei den Artiodactylen (Fig. 230. *B*) mit der Verschmelzung der Metatarsusknochen der dritten und vierten Zehe; bei den Perissodactylen mit der vorwiegenden Ausbildung der Mittelzehe geendet (Fig. 230. *A*. *C*). Die Zahl der Phalangenstücke correspondirt stets jener der Finger.

Fig. 230.



Für die Vergleichung des Fusskelets der höheren Wirbelthiere siehe meine Untersuchungen z. vergl. Anat. I.

Die Annahme von zehn primitiven Tarsusstücken stützt sich auf das thatsächliche Vorkommen derselben bei Cryptobranchus, bei welchem der Tarsus die für den Carpus nur vorausgesetzten beiden Centralia besitzt. Wenn in der Lagerung dieser Stücke nicht sogleich die Aufreihung in Radien in's Auge fällt, so ist zu erwägen, dass die andere Function zugleich eine Umordnung der ursprünglichen Theile zur Folge haben musste,

Fig. 230. Fusskelete von Säugethieren. *A* Rhinoceros. *B* Rind. *C* Pferd. *ti* Tibia. *a* Astragalus. *cl* Calcaneus. *mt* Metatarsus. *xx* Metatarsus-Rudimente. *pp'p''* Phalangen.

und dass die Erkenntniss des Zusammenhanges der verschiedenen Zustände des Skeletes der Extremitäten, dadurch ebenso wenig wie durch differente Volumsverhältnisse, die vorzüglich jene Umordnung begleiten, gestört werden kann. Die Aufreihung der einzelnen Theile des Extremitätenskeletes in Radien längs einer Hauptreihe ist auch an beiden Gliedmaassen von Ichthyosaurus schon nachweisbar, wo zugleich das wichtige Verhalten besteht, dass alle Theile, mit Ausnahme von Humerus und Femur (die Basalstücke des Metapterygiums), noch indifferente, den pentagonalen oder hexagonalen Plattenstücken der Radien der Selachierflosse sehr ähnliche Gebilde vorstellen.

Die Differenzirung lässt an der primitiven Bildung ähnliche Erscheinungen auftreten, wie solche oben für die vordere Extremität erwähnt worden sind. Allein das Resultat der Differenzirung ist ein anderes, so dass die an beiden Extremitäten einander entsprechenden Theile sich immer weiter von einander entfernen. Die hintere Extremität behält, wo sie nicht gänzlich sich rückbildet, stets mehr von ihrem ursprünglichen Verhalten als die vordere, indem sie viel weniger weit divergirende Functionsbeziehungen eingeht. Sie wird weder Flugorgan noch leistet sie bei anderer Arbeit, als der der Locomotion auf dem Boden oder im Wasser dienenden, besondere Dienste, denn wenn sie auch bei vielen Beutelthieren, wie auch bei Affen, zum Greiforgan sich gestaltet, so wird damit noch keine weitgehende Abweichung im Baue bedingt.

Die Winkelstellung der Gliedmaasse bedingt Modificationen der Gelenke. Sehr verbreitet findet sich mit dem Kniegelenk eine Patella in Verbindung. Sie ist bei Reptilien bereits vorhanden, auch bei Vögeln scheint sie nur jenen zu fehlen, bei denen ein starker sie compensirender Tibialfortsatz besteht (Colymbus). Allgemein kommt sie bei Säugethieren vor. Sie ist in allen Fällen ein Sesambein in der Strecksehne des Unterschenkels. Bei Beutelthieren findet sich eine, mit der Fibula verbundene Patellarbildung vor; die Fibula besitzt dann eine grössere Selbständigkeit, und kann zugleich mit einem dem Olecranon ähnlichen Fortsatze versehen sein (Phascolomys).

Vergleichung der Vorder- und Hintergliedmaassen.

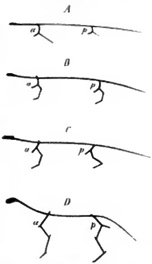
§ 205.

Bei der Beurtheilung der noch auf indifferenter Stufe stehenden Vorder- und Hintergliedmaassen kann kein Bedenken entstehen, in ihnen Bildungen zu erkennen, die der Wiederholung einer und derselben Organisation an verschiedenen Leibesregionen ihren Ursprung verdanken. Wie hier die Orientirung leicht ist, so wird sie schwierig, sobald man sich von jenen indifferenteren Zuständen entfernt, und auf bereits durch mannichfaltige Anpassungen umgestaltete Apparate einzugehen versucht. Wie sehr auch Hand und Fuss zur Vornahme von Vergleichung verlocken mochten, immer leisteten gewisse Theile anderer Abschnitte Widerstand oder führten zu gezwungenen, unnatürlichen Auffassungen.

Die Gleichartigkeit der Gliedmaassen erhält sich am längsten und vollständigsten an den inneren von der Anpassung minder berührten Theilen, wie sie durch Schulter- und Beckengürtel vorgestellt werden. Am meisten wird sie gestört an den Verbindungsstellen jener äusseren Abschnitte der Gliedmaassen und an denjenigen Skelettheilen, welche ohne durch besondere Volumsentfaltung für die Hebelaction der Gliedmaasse grosse Bedeutung zu besitzen, vorzüglich für die Gelenkverbindungen in Verwendung kommen. Solche Abschnitte bildet die Hand- und Fusswurzel.

Ein anderer belangreicher Factor ist die Verschiedenartigkeit in der Stellung der Extremitäten. Diese ist eine nahezu völlig gleiche bei den Fischen (Fig. 231. *A*), deren Brust- und Bauchflossen gleichmässige, horizontal oder schräg nach hinten, unten und seitwärts entfaltete Ruder vorstellen. Bei den höheren Wirbelthieren tritt an dem aus dem Skelete jener Ruderplatte in die Extremität übergehenden Apparate eine schärfere Gliederung und eine Winkelstellung ein. Diese ist für beiderlei Extremitäten eine verschiedene, der Verschiedenheit der Function entsprechend, welche Vorder- und Hinterextremität bei der Bewegung auf dem Boden besitzen.

Fig. 231.



Bei den Amphibien (*B*) sind diese Verhältnisse bereits deutlich wahrnehmbar, aber die Verschiedenheit der Stellung zwischen Ober- und Vorderarm, Ober- und Unterschenkel ist minder beträchtlich. Oberarm und Oberschenkel sind fast gleichartig nach aussen gerichtet, und daran fügen sich Unterarm und Unterschenkel in einem median geöffneten Winkel. Der Schluss des Winkels liegt nach aussen, für die Vorderextremität etwas nach hinten, für die Hinterextremität etwas nach vorne zu. Letzteres Verhalten prägt sich bei den Reptilien (*C*) weiter aus, und erreicht bei den Säugethieren eine noch höhere Stufe, indem die Ebenen, in denen die Winkelstellung beiderseitiger Gliedmaassen stattfindet, zur senkrechten Medianebene des Körpers eine parallele Stellung nehmen.

Letzterer Umstand hängt mit der grösseren Selbständigkeit der Gliedmaassen zusammen, die nunmehr zu S t ü t z e n d e s K ö r p e r s geworden sind, indem sie ihn vom Boden erheben. Durch jene Aenderung in der Stellung der Ebene, in welcher der von der Extremität gebildete Winkel liegt, kommt für die Säugethiere (*D*) eine totale Verschiedenheit der Winkel zwischen den gleichwerthigen Abschnitten zum Ausdruck, und diese verhalten sich an Vorder- und Hinterextremität in umgekehrtem Sinne. Der Winkel zwischen Ober- und Vorderarm ist nach vorne, jener zwischen Ober- und Unterschenkel nach hinten offen. An dieser Veränderung parti-

Fig. 231. Schematische Darstellung der Differenzirung und der veränderten Axenrichtung der Gliedmaassen der Wirbelthiere. *A Fisch. B Amphibium* (die zum Vergleiche mit den Andern nothwendige Seitendarstellung gibt den Anschein einer Erhebung des Körpers, ebenso wie in der nächstfolgenden Figur. Ohne Humerus und Femur in allzu bedeutender Verkürzung darzustellen, war eine andere Darstellung nicht ausführbar.) *C Reptil. D Säugethier. a* Schultergürtel. *p* Beckengürtel.

cipiren die Schulter- und Hüftgelenk tragenden Theile des Gürtels. Von dieser Lageveränderung sind einzelne an den bezüglichen Gelenken auftretende Modificationen abhängig, von welchen wir nur das Auftreten des Olecranon an der Ulna, sowie die Bildung eines Sesambeines (Patella) in den über den Kniegelenkwinkel hinwegziehenden, zu den Knochen des Unterschenkels tretenden Sehnen hervorheben wollen. Auch die mächtigere Entwickelung des Pisiforme am Carpus, sowie die Bildung des Fersenhöckers des Calcaneus im Tarsus gehören hieher.

In der relativen Lagerung der einzelnen Skelettheile tritt für die Hinterextremität keine bedeutendere Aenderung ein. An der medialen Seite folgt auf das Femur die Tibia, darauf die mit der Grosszehe endigenden Theile des Tarsus. Anders verhält sich die Vorderextremität. Der anfänglich gleichfalls am medialen Rand gelagerte Radius nimmt seine Verbindungsstelle mit dem Humerus mehr lateral, und die Ulna kommt mit ihrem proximalen Ende hinter den Radius und allmählich sogar an die mediale Seite zu liegen, Aenderungen, die mit der Erwerbung der Drehbarkeit des Radius (bei Pronation und Supination) in Verbindung stehen. Endlich findet sich (bei den Affen wie beim Menschen) die Ulna längst des medialen Randes der Gliedmaasse, der Radius am lateralen, der Handteller mehr nach vorne gerichtet, und erst durch die Pronation in eine dem Fusse entsprechende Stellung zu bringen, wobei Radius und Ulna sich kreuzen.

Diese Lagerungsänderung der Skelettheile des Vorderarms und der daran befestigten Hand erklären sich aus einer Drehung des Humerus um seine Längsaxe, die bereits bei Amphibien beginnt, bei Reptilien bedeutender wird, um unter den Säugethieren beim Menschen ihren höchsten Grad zu erreichen. Sie beträgt hier mit Beziehung auf das primitive Verhalten gegen 160—170°, und ist als ein theilweise während der Ontogenese sich äussernder Vorgang nachweisbar. Bringt man diese Erscheinung in Abzug, so bietet die Reduction des Armskeletes auf jenes des Fusses keine anderen Schwierigkeiten, als in der Verschiedenheit der Volumsentfaltung einzelner Theile, in dem Vorkommen von Verschmelzungen und von untergeordneten Formdifferenzen gelegen sind. Wir erhalten dann für beiderlei Gliedmaassen eine vom Schulter- wie vom Hüftgelenk beginnende medial gelagerte Hauptreihe von Skelettheilen, die sich durch Humerus und Radius bis zum Daumen und durch Femur und Tibia bis zur grossen Zehe zieht, und an welche die lateral gelagerten Stücke sich in derselben Weise anschliessen, wie dies bereits oben beim primitiven Extremitäten-Skelete auseinandergesetzt ward.

Für die Vergleichung dieser Skelettheile ist die Rückführung jedes Abschnittes auf seinen ursprünglichen, oder einen diesem doch nächststehenden Zustand von grösster Wichtigkeit, denn nur in diesem findet sich jene Indifferenz, welche, indem sie für beiderlei Arten der Gliedmaassen besteht, diese einander am ähnlichsten erscheinen lässt Mit der Differenzirung tritt sofort eine gleichmässig wachsende Schwierigkeit der Vergleichung auf. Die Theile entfernen sich in allen ihren Einrichtungen in dem Maasse von einander, als die ihnen werdenden Functionen von einander verschieden sind.

Bezüglich der Homologie der einzelnen Skelettheile gebe ich folgende Uebersicht:

Schultergürtel.		Beckengürtel.
Scapula	=	Ilium
Procoracoid	=	Os pubis
Coracoid	=	Os ischii
Clavicula	=	fehlt.
Vordere Extremität.		**Hintere Extremität.**
Humerus	=	Femur
Radius	=	Tibia
Ulna	=	Fibula

Carpus. in umgebildeter Form.	Carpus. in primitiver Form.		Tarsus. in primitiver Form.	Tarsus. in umgebildeter Form.
Scaphoid =	Radiale	=	Tibiale	Astragalus der Säugethiere.
Lunatum =	Intermedium	=	Intermedium	Astragalus der Säugethiere.
Triquetrum =	Ulnare	=	Fibulare	= Calcaneus
Centrale (Intermedium Cuvier) =	Centrale	=	Centrale	= Scaphoid (Naviculare)
Trapezium =	Carpale 1	=	Tarsale 1	= Cuneiforme 1
Trapezoides =	Carpale 2	=	Tarsale 2	= Cuneiforme 2
Capitatum =	Carpale 3	=	Tarsale 3	= Cuneiforme 3
Hamatum =	Carpale 4	=	Tarsale 4	= Cuboides.
Hamatum =	Carpale 5	=	Tarsale 5	= Cuboides.

Aus der oben (S. 681) gegebenen Darstellung von der Entstehung der Clavicula ist zur Genüge zu ersehen, dass dieser Knochen auf den Schultergürtel beschränkt sein muss, und dass man einmal wird aufhören müssen, nach einem Aequivalente der Clavicula am Beckengürtel zu suchen.

Von vielen die Vergleichung beider Extremitäten behandelnden Schriften ist als bedeutendste hervorzuheben: Ch. Martins, Nouvelle Comparaison des membres pelviens et thoracique chez l'homme et chez les mammifères. Mém. Acad. des Sc. et lettres de Montpellier III. 1857. Ferner desselben: Ost. comp. des articulations du coude et du genou. ibid. III. 1862. — Bezüglich des Nachweises einer Drehung des Humerus siehe Jenaische Zeitschrift IV. S. 50.

Muskelsystem.

§ 206.

Der active Bewegungsapparat des Körpers der Wirbelthiere ist durch das Vorhandensein eines inneren Skelets aus den einfachen Verhältnissen herausgetreten, in welchen er in jener Thierabtheilung getroffen wurde, bei der innere Stützapparate in einfacher niederer Form und ohne alle Gliederung bestanden. Der Hautmuskelschlauch der Würmer, das wesentlichste allgemeine Locomotionsorgan dieser Thiere vorstellend, ist beim Wirbelthiertypus in die Muskulatur des Skeletes aufgelöst. Er wird ersetzt durch die mit dem festen Körpergerüste verbundenen, und jenes bewegenden Muskelpartien, welche mit dem Ausbildungsgrade des Skelets im innigsten Verhältnisse stehen. Das Fehlen einzelner Skelettheile bedingt den Mangel der betreffenden Muskulatur, sowie letztere wiederum in hohem Grade entwickelt

getroffen wird, wo die zu bewegenden Theile sowohl in Volum als in Beweglichkeit zu einer hohen Entfaltung gelangten. Die Anpassung findet sich somit in einem hohen Maasse an allen Abtheilungen dieses Systems ausgeprägt, und an denselben Skelettheilen, deren Homologie leicht verständlich ist, findet sich die Muskulatur oft im complicirtesten Verhalten.

Für die vergleichende Anatomie dieses Organsystems sind bis jetzt nur die ersten Anfänge vorhanden, und für die meisten Abschnitte fehlen die Verknüpfungen zwischen den grösseren Abtheilungen der Wirbelthiere.

Die Muskeln bestehen stets aus discreten, zu mannichfaltig geformten Partien vereinigten Fasern, deren Bündel von den benachbarten Theilen durch Bindesubstanz abgegrenzt sind. Die einzelnen bei einander liegenden Muskeln, welche für eine und dieselbe Leistung fungiren, vereinigen sich zu Muskelgruppen, aus welchen dann wieder die einzelnen grössern Abschnitte des Muskelsystems zusammengesetzt sind.

Die gesammte Muskulatur des Wirbelthierkörpers zerfällt in die Muskeln der Haut und in jene des inneren Skelets.

Bezüglich der Hautmuskulatur haben wir zu beachten, dass dieselbe erst in den höheren Abtheilungen auftritt und somit als eine Differenzirung zu gelten hat, für welche die Skeletmuskulatur wahrscheinlich den Boden bildet. Dies wird besonders für jene Fälle klar, wo die bezüglichen Muskeln noch mit dem Skelete durch ihren Ursprung in Verbindung stehen und nur ihre Insertionen im Integumente besitzen. Sie ist daher nicht als eine directe Fortsetzung des Hautmuskelschlauches der Wirbellosen anzusehen wenn sie auch mittelbar, wie das genannte Muskelsystem, aus jenem hervorgegangen ist. Hievon ist zu trennen die dem Integument selbst zukommende Muskulatur, die aus glatten Elementen bestehend bereits oben (S. 583) beim Integument erwähnt worden ist.

Bei den Fischen scheinen Hautmuskeln ganz zu fehlen, dagegen treten solche bei den *Amphibien* auf. Sie finden sich theils am Kopfe zur Bewegung der Nasenöffnungen, theils — bei Anuren — in der Nähe des Steisses, wo sie von Dugès als ein Pubo-dorso-cutaneus und Coccy-dorso-cutaneus bezeichnet worden sind. Die an den äusseren Nasenöffnungen liegenden Muskeln kommen auch den *Reptilien* zu, bei denen sich der gesammte Apparat reicher entwickelt. Eine functionell bedeutende Wichtigkeit erreichen Hautmuskeln bei den Schlangen. An der Haut des Bauches treten nämlich kleine Muskelbündel zu den Schuppen des Integumentes und bewirken, durch eigene von den Rippen kommende Portionen verstärkt, eine Bewegung der Schuppen, die bei der Locomotion von Bedeutung ist.

Die *Vögel* besitzen grössere platte Hautmuskeln an verschiedenen Körpertheilen, z. B. am Hintertheile des Kopfes, am Halse, auch in der Bauchregion, sie dienen zur Bewegung grösserer Hautstrecken und der darin wurzelnden Federn. Andere nehmen ihren Ursprung vom Skelete, wie z. B. die in die Flughaut tretenden, dieselbe spannenden Muskeln, die als M. patagii major et minor unterschieden werden. Auch die zur Bewegung der Armschwingen und der Steuerfedern dienenden Muskeln gehören in diese Kategorie. Die letzteren werden als Quadratus coccygis und Pubo-coccygeus unterschieden.

In höherem Grade ist die Hautmuskulatur der *Säugethiere* entwickelt. Meist lagert unter dem Integumente des Rumpfes ein grosser, den Rückentheil des Körpers bedeckender und von da auch auf Hals und Kopf sich fortsetzender Muskel, der an verschiedenen Stellen der Haut mittelst sehniger Theile sich inserirt. An den vorderen Partien findet auch eine Insertion an den Humerus statt. Von der Rumpfmuskulatur ist dieser Hautmuskel meist durch Fett- und Bindegewebsschichten gesondert. Er ist am meisten bei Echidna, bei Dasypus und beim Igel entwickelt, bei welchen er das Zusammenkugeln bedingt. Zugleich erscheint er bei letzterem in mehrere Abschnitte gesondert. Bei den meisten Affen besitzt der grosse Hautmuskel dieselbe Ausdehnung wie bei den übrigen Säugethieren, nur sein vorderer Abschnitt tritt in grösserer Selbständigkeit auf. Beim Orang und Chimpanse ist letzterer durch eine die Seitentheile des Halses einnehmende und von da auf das Gesicht sich fortsetzende Muskelplatte vorgestellt, die als Platysma myoides in geringerer Ausdehnung auch beim Menschen vorkommt.

Die einzige in grösserem Maasstabe angelegte vergleichende Untersuchung der Muskeln ging von J. Müller aus (Myxinoiden I.). Fast die ganze übrige Literatur bewegt sich in blosser Beschreibung, so dass also für die vergleichende Anatomie ein fast noch ganz unbebautes Feld vorliegt. Jene Beschreibungen können aber, wie auch sonst, höchstens als Vorarbeiten zu den Vorarbeiten gelten. Zahlreiche Angaben über Muskeln enthalten Cuvier's und Meckel's Handbücher. Bezüglich der Muskeln der Fische (Perca fluv.) Cuvier et Val., Hist. nat. des poissons. I. Für Amphibien: Dugès (op. cit.) und Ecker, Anat. des Frosches. Braunschweig 1863. Für Reptilien: Bojanus (c.), d'Alton (A. A. Ph. 1834), Buttmann, de musc. Crocod. Halae 1828. Heusinger (Ophidier und Saurier), Zeitschr. f. organ. Physik. III. S. 481. St. George Mivart (Iguana), Proceed. Zool. Soc. 1867. S. 766, ferner Stannius, Handb. d. Zootomie II. 2. Für Vögel: Schöps in Meckels Archiv IV. Meckel, ibidem V. d'Alton, de strigum musculis. Hal. 1837. Owen, Apteryx (op. cit.). Für Säugethiere: Cuvier, Recueil de Planches de Myologie. Paris.

Muskulatur des Skelets.

§ 207.

Dieser Abschnitt des Muskelsystems wird in die Muskulatur des Stammes und der Extremitäten gesondert, wovon die erstere nach der lichtvollen Darstellung von Joh. Müller wieder in mehrere untergeordnete Systeme von Muskeln gegliedert ist. Diese drei Systeme von Stammmuskeln stehen in einem sich gegenseitig beschränkenden Verhältnisse, so dass da, wo das eine entwickelt ist, das andere Rückbildungen erfährt.

Seitenrumpfmuskeln.

Dieser Theil der Muskulatur hat seine grösste Bedeutung bei den Fischen und hat sich auch noch auf die *Amphibien* wenig verändert vererbt. Er besteht aus zwei, die Seitentheile des Körpers einnehmenden, vom Kopf bis zum hinteren Körperende verlaufenden Muskelmassen (M. laterales), welche in der Medianlinie des Rückens und unten in jener des Bauches sich berühren und nur durch senkrechte Sehnenbänder geschieden sind. Eine Ausnahme hievon machen die Myxinoiden, bei denen die ven-

trale Portion der Seitenrumpfmuskeln nicht vorhanden ist. Bei den Petromyzonten geht jede Hälfte continuirlich von der dorsalen bis zur ventralen Medianlinie, so dass eine schärfere Scheidung nur zwischen den Hälften besteht. Diese senkrechte Scheidung wird theils durch Bindegewebe, theils durch Skelettheile vollzogen. Die Dornfortsätze der Wirbel erstrecken sich am Schwanze der Fische sowohl oben wie unten als Scheidewand zwischen die beiden Muskelmassen. Jede Hälfte zerfällt wieder in eine obere und untere Partie, welche durch eine horizontale, durch die Achse der Wirbelsäule gelegte Ebene von einander geschieden zu denken sind, so dass dann im Ganzen vier Seitenmuskeln bestehen. Eine wirkliche Trennung wird durch eine jener Ebene folgende sehnige Membran bewerkstelligt, welche namentlich am Schwanze deutlich hervortritt. Soweit die Bauchhöhle reicht, besitzen die beiden ventralen Seitenmuskeln eine beträchtlichere Ausdehnung, weil von ihnen die Rippen überkleidet werden, bis dann am Schwanze zwischen oberen und unteren ein gleichmässiges Grössen-Verhältniss sich herausstellt.

Jeder der vier Seitenrumpfmuskeln wird durch eine den Wirbeln entsprechende Anzahl von sehnigen Blättern (Ligamenta intermuscularia) in einzelne Abschnitte geschieden, welche auf der Oberfläche durch die als Inscriptiones tendineae zu Tage tretenden freien Ränder jener Blätter leicht unterschieden werden können. Da die Muskelfasern zwischen je zweien der Sehnenblätter stets parallel verlaufen, so bieten letztere Ursprung wie Insertion für je einen Abschnitt dar. Der Verlauf der trennenden Sehnenblätter ist immer ein gebogener und zwar in der Weise, dass in jedem Rückenmuskel eine untere aus in einander steckenden, mit der Spitze nach vorn gerichteten Kegeln (Fig. 232. *A. a*) gebildete, und eine obere aus Kegelstücken bestehende Schichte (*b*) erkannt werden kann. Die Spitzen dieser unvollständigen Kegel sehen nach hinten. An den ventralen Muskeln ergibt sich insofern ein umgekehrtes Verhalten, als die Kegel (*a'*) oben, die Kegelstücke (*b'*) nach unten gelagert sind. Auf einem senkrechten Querdurchschnitte am Schwanze eines Fisches (vergl. Fig. 232. *A*) sieht man daher jederseits zwei an einander stossende Systeme concentrischer Ringe (die durchschnittenen Hohlkegel), und über dem oberen wie unter dem unteren noch kürzere oder längere Bogenlinien (die Durchschnittsbilder der unvollständigen Kegelstücke). Der Verlauf der Ligamenta intermuscularia, der zum Theil schon aus der Bildung und Richtung der Kegel verstanden werden kann, ist somit oben von vorne schräg nach hinten, und dann wieder

Fig. 232.

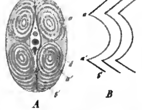


Fig. 232. *A* Durchschnitt der Schwanzmuskeln von *Scomber scomber*. *a* Obere, *b* untere Seitenrumpfmuskeln. *a'* und *b'* Durchschnitt unvollständiger oberer und unterer Kegelmäntel. *B* Zickzacklinien der oberflächlichen Enden der Ligg. intermuscularia am Schwanze von Scomber. (Nach J. Müller.)

zur Umschliessung der Kegel im Bogen nach vorne, um hier mit dem entsprechenden Sehnenbande des unteren Muskels zusammenzutreffen. Die auf der Oberfläche der Seitenmuskulatur dadurch zu Stande kommenden Zickzacklinien (*B*) besitzen auf der Mitte des Scheitels der nach vorne gewölbten Bogenlinie die Stelle, wo die oberen und unteren Kegelschichten an einanderstossen. Verschiedenheiten in dieser Anordnung ergeben sich aus dem Zusammenfliessen der Kegelschichten der beiden Seitenmuskeln, so dass in jedem oberen wie unteren nur halbe Hohlkegel oder selbst noch kleinere Kegeltheile bestehen.

An den Seiten des Bauches ist die letztere Bildung die Regel geworden, doch kann man von der Schwanzmuskulatur aus den allmählichen Uebergang in jene verfolgen.

Diese Verhältnisse bestehen noch für die Seitenmuskeln der Perennibranchiaten wie der Larvenzustände der übrigen Amphibien, so dass dieselbe Zickzacklinie der Ligamenta intermuscularia nur in weniger scharfen Biegungen zu beobachten ist. Bei dem mehr geraden Verlauf der Ligamenta intermuscularia ist die Kegelbildung verloren gegangen. Bei den ausgebildeten Salamandrinen ist der Bauchtheil des Seitenmuskels am Rumpfe verschwunden und nur noch am Schwanze zeigt sich zwischen oberer und unterer Hälfte eine symmetrische Bildung; der persistirende Rückentheil dagegen verhält sich ganz fischähnlich und wird durch Ligamenta intermuscularia in einzelne Abschnitte getrennt.

In den höheren Wirbelthierclassen kommt der Bauchtheil der Seitenmuskulatur am Rumpfe nie zur Entwickelung, dagegen besteht er am Schwanze der Reptilien und Säugethiere unter einigen Modificationen noch fort, er wandelt sich nämlich in ähnliche Muskeln um, wie der bei allen luftathmenden Wirbelthierclassen bestehende Rückentheil, der sich beständig und gleichmässig auch über den Schwanz erstreckt. — Während bei den Eidechsen eine Trennung des dorsalen Seitenmuskels durch Ligamenta intermuscularia noch erkannt werden kann, hat eine weiter gehende Differenzirung bei den Uebrigen eine Reihe discreter Rückenmuskeln entstehen lassen. Diese sondern sich in eine oberflächliche und eine tiefe Partie. Die erstere umfasst den Sacrospinalis, der in eine mediane und eine laterale Portion zerfällt, in den Iliocostalis und Longissimus. Beide besitzen gemeinsame Fleischmassen, die vom Kreuzbein und Darmbein entspringen. Aber auch accessorische Ursprünge treten in der ganzen Länge der Muskeln bis zum Schädel auf, theils von den Rippen, theils von den Querfortsätzen kommend. Die Insertionen gelangen vom Iliocostalis und vom Longissimus an Rippen, von letzterem auch an Querfortsätze. Die tiefe Lage wird vom Transversospinalis gebildet, der aus einem von Querfortsätzen entspringenden, zu Dornfortsätzen gelangenden System von Bündeln gebildet, und nach verschiedenen Schichten bald mehr bald minder gesondert ist (Semispinalis, Multifidus).

Die zum Hals gelangenden Abschnitte dieser Muskeln zeigen meist eine der Beweglichkeit dieses Theiles der Wirbelsänle entsprechende voluminösere Entfaltung, die sie auch als besondere Muskeln hat beschreiben lassen. Dasselbe gilt von den zum Schädel gelangenden Enden, die noch selbständiger

sind. Die Schädelportion des Longissimus ist der Trachelomastoideus, die des Semispinalis ist der Biventer und Complexus. Endlich gehören zu dieser Gruppe die Musculi spinales, von Dornfortsätzen entspringend und nach Verlauf längs einem oder einigen der letzteren wieder zu Dornfortsätzen gelangend, und die Interspinales, die zwischen den Dornfortsätzen sich vorfinden. Den vordersten Spinalis bildet der Rectus capitis p. major; der Rectus capitis p. minor ist der erste Interspinalis.

Als eine aus den Seitenrumpfmuskeln hervorgehende Gruppe müssen die Intercostalmuskeln betrachtet werden. Bei den Fischen sind sie noch nicht differenzirt, und die zwischen den Rippen und ihren Aequivalenten befindlichen Muskeln sind Theile der Seitenmuskeln, die Rippen selbst liegen in den gegen die Bauchwand gerichteten Enden der Ligamenta intermuscularia. Auch bei den Amphibien sind die rudimentären Rippen noch mit den Seitenrumpfmuskeln in Verbindung, und die von ihnen ausgehenden ligamentösen Fortsätze verhalten sich wie Ligamenta intermuscularia. Bei den übrigen Wirbelthierabtheilungen findet eine schärfere Sonderung statt. Die Ausdehnung der Intercostalmuskeln richtet sich dann nach der Ausdehnung und Verbreitung der Rippen. Am mächtigsten entwickelt sind die genannten Muskeln bei den Schlangen. Auch die zwischen den mit Wirbeln verschmolzenen Rippenrudimenten vorkommenden Muskeln müssen der intercostalen Gruppe beigezählt werden. Dies sind die Intertransversarii, die am Halse der Vögel und in der Hals- und Lendenregion der Säugethiere vorkommen. Ferner gehören hieher die Levatores costarum sowie die an der Innenfläche der Thoraxwand liegenden Muskeln (Thoracici interni). Die Ausbildung aller dieser Muskeln erleidet bedeutende Verschiedenheiten je nach dem Umfange und der Beweglichkeit der Rippen, und zu den Hebern können, wie bei den Schlangen, noch besondere Rückzieher hinzukommen.

Dem Systeme der Intercostalmuskeln werden wahrscheinlich auch die geraden Bauchmuskeln beigezählt werden dürfen, welche an den wahre Rippen entbehrenden Stellen der Bauchwand zu finden sind. Sie reichen vom Brustbeine bis zum Becken, und können sich bei fehlendem Sternum vom After bis zum Zungenbeine nach vorne erstrecken, wie solches für die Myxinoiden der Fall ist, den einzigen Fischen, welche mit geraden Bauchmuskeln versehen sind. Bei geringer Längenentwickelung des Sternums können die Recti fast continuirlich in den M. sternohyoideus übergehen, der sich somit gleichfalls hier einreiht (Amphibien). Durch das Auftreten der musculi recti werden die Musculi laterales um ihren Bauchtheil verkürzt, sowie andererseits das Fehlen ausgebildeter Recti die Musculi laterales ihre Stelle vertreten lässt (Fische, Perennibranchiaten). Die Deutung der Recti abdominis als der intercostalen Gruppe angehörige Muskeln wird durch die Gliederung begründet, welche diese Muskeln durch eingefügte quere Sehnenstreifen (Inscriptiones tendineae) besitzen und welche sich auf die Wirbelsegmente beziehen lässt. Bei den Crocodilen ossificiren diese Sehnenstreifen, und stellen die sogenannten Bauchrippen vor. Zu den geraden Bauchmuskeln muss auch der M. pyramidalis gezählt werden, der den Salamandrinen, den Crocodilen, Straussen und endlich vielen Säugethieren zukommt. Beutelthiere

und Monotremen besitzen ihn in besonderer Ausbildung, so dass er, von einem Rande des Beutelknochens entspringend, nahe bis ans Brustbein reicht, und dabei den Rectus überlagert (deshalb von OWEN als oberflächlicher gerader Bauchmuskel benannt).

Seitenbauchmuskeln.

Obwohl diese Muskelgruppe unter den Fischen nur den Myxinoiden zukommt, steht sie doch in keinem völligen Gegensatze zu den M. laterales, denn sie kann auch mit letzteren zusammen vorkommen, z. B. bei Perennibranchiaten (Menobranchus). Sie wird aus folgenden auf die Rumpfgegend beschränkten Muskeln zusammengesetzt: dem M. obliquus externus, obliquus internus und transversus abdominis.

Die Ausdehnung dieser drei Muskeln ist in den niederen Abtheilungen eine viel grössere im Verhältniss zu den Säugethieren. Der Obliquus externus liegt bei den Myxinoiden längs des Rumpfes, zum Theile noch über dem M. lateralis, sowie er auch bei den Amphibien noch über den seitlichen Partien der Rückenmuskeln seinen Ursprung nimmt. Bei den Reptilien wird er durch mehrere Schichten gebildet und bedeckt einen grossen Theil der Brust. Bei Amphibien und manchen Eidechsen sind seinen Bündeln Inscriptiones tendineae eingefügt, und bei den Schlangen ist er in drei besondere Muskeln differenzirt.

Auch der Transversus abdominis besitzt schon bei den Amphibien eine bedeutende Ausdehnung, ebenso unter den Reptilien mit Ausnahme der Schlangen, denen er fehlt. Er erstreckt sich bis vorne in die Brustgegend. Bei den Vögeln reicht er nur bis zum Hinterrande des Sternums, dagegen kann er bei den Säugethieren wieder eine grössere Ausbreitung eingehen.

Zwerchfellmuskel.

Die Scheidung der primitiven Leibeshöhle in zwei bestimmte, Eingeweide bergende Cavitäten wird vom genannten Muskel zu Stande gebracht. Die vollkommene Einrichtung ist gleichfalls das Resultat einer allmählichen Bildung, indem das Zwerchfell zunächst als ein nur den Lungen zukommender muskulöser Beleg erscheint. Die Bedeutung des muskulösen Diaphragma für den Mechanismus der Lungenathmung lässt sich in dieser graduellen Entwickelung gleichfalls nicht verkennen, so dass man wohl sagen darf, dass die Höhe der Ausbildung jener Athmungsorgane mit jener des Diaphragma gleichen Schritt hält, wo nicht andere, compensatorische Einrichtungen bestehen.

Den Fischen fehlt das Diaphragma und bei den Amphibien ist es noch fraglich, ob einzelne die Speiseröhre umgreifende Muskelbündel als Anfänge eines Zwerchfells betrachtet werden dürfen. Unter den Reptilien besitzen Schildkröten einen deutlicheren Zwerchfellmuskel als Beleg der die Lungen umschliessenden Peritonäallamelle. Diese Muskelschichte entspringt theils von Wirbelkörpern, theils von den rippenartigen Querfortsätzen. Bei den Crocodilen fehlt ein Zwerchfellmuskel, da man in der sehr entwickelten Peritonäalmuskulatur schon wegen ihres Ursprungs von der vorderen Beckenwand

keine direct hieher beziehbare Bildung wird erkennen dürfen. Dagegen ergibt sich unter den Vögeln bei Apteryx ein vollständiges, von der Wirbelsäule mit zwei ansehnlichen Portionen entspringendes Zwerchfell, welches einen Raum für die Lungen umschliesst, allein das Herz noch hindurch treten lässt. Bei den übrigen Vögeln wird es mehr durch aponeurotische Partien vertreten, die nur an wenigen Stellen mit muskulösen Strecken in Verbindung stehen. Die vertebrale Portion wird immer durch sehnige Gebilde vertreten.

Erst bei den Säugethieren wird der Zwerchfellmuskel zu einer Scheidewand zwischen Bauch- und Brusthöhle, in welch' letztere auch das Herz aufgenommen wird. Die schräge Stellung des Muskels bei Reptilien und Vögeln setzt sich damit in eine quere um. Die fleischigen Partien entspringen theils von Wirbelsäule theils von Rippen, und gehen in eine mittlere Sehnenhaut (Centrum tendineum) über, die nur selten (Delphine) fehlt.

Untere Muskeln der Wirbelsäule.

Diese sind am Schwanztheile einfache Wiederholungen der oberen, bei den Fischen durch die nicht differenzirten Seitenrumpfmuskeln vorgestellt, bei den höheren Wirbelthieren aus letzteren hervorgegangen. Zuweilen gehen sie besondere Differenzirungen ein. Zu ihnen gehört der Quadratus lumborum, der bereits bei Amphibien auftritt, und bei den Reptilien mit Ausnahme der Schlangen gleichfalls vorhanden ist, sowie ihn auch die Säugethiere besitzen. Eine bedeutendere Ausdehnung erhält er bei den Cetaceen, wo er sich weiter nach hinten erstreckt und als Niederzieher des Schwanzes fungirt.

Einen vorderen Abschnitt der unteren Muskeln der Wirbelsäule bildet der Musculus longus, der bei Reptilien zuerst erscheint, und meist schon innerhalb der Brusthöhle beginnend sich längs der Halswirbelsäule bis zum Schädel ausdehnt. Er zerfällt in mehrere Portionen, die nach ihrer Insertion als Longus colli et capitis unterschieden werden. Bei den Säugethieren sondert sich auch der zum Atlas gelangende Abschnitt.

§ 208.

Muskeln des Kopfes.

Diese scheiden sich in zwei Gruppen: solche, welche zur Bewegung des Unterkiefers dienen und als Kaumuskeln bezeichnet werden, dann jene, deren Thätigkeit auf die Bewegung von Weichtheilen gerichtet ist, vorzüglich jener Hauttheile, welche die am Schädel befindlichen Oeffnungen umgrenzen. Man bezeichnet diese Muskeln als Gesichtsmuskeln. Sie bedingen die Veränderlichkeit des physiognomischen Ausdrucks, das Mienenspiel, und fallen theilweise mit Hautmuskeln zusammen, von denen einiger bereits gedacht worden ist. Bei den Fischen werden die Gesichtsmuskeln gänzlich vermisst, und bei den Amphibien finden sie sich nur durch wenige, an die Ränder der Nasenöffnungen sich inserirende Bündel vertreten, die auch bei den Reptilien wiederkehren, und noch durch die zur Bewegung der

Ohrklappe der Crocodile dienenden Muskeln vermehrt sind. Diese bilden mit den Palpebralmuskeln die ganze Gesichtsmuskulatur, die bei den Vögeln in ähnlicher Weise beschränkt ist. Unter den Säugethieren schliessen die mit hornigen Kieferscheiden versehenen Monotremen hier an, während bei den übrigen mit der Bildung weicher Lippen eine grössere Mannichfaltigkeit der Muskulatur entsteht, die nur durch den auch das Gesicht überziehenden Hautmuskel abgeschwächt wird. Die einzelnen Muskeln lassen sich im Ganzen auf jene des Menschen zurückführen, sind aber namentlich an der Unterlippe nur wenig gesonderte Theile der betreffenden Hautmuskulatur.

Die Kaumuskeln bieten in ihrer Zahl und Ordnung je nach den Verhältnissen der von ihnen zu bewegenden Knochen mehrfache bemerkenswerthe Erscheinungen und lassen überdies noch dasselbe Differenzirungsgesetz erkennen, welches die übrige Muskulatur beherrscht. Da der Unterkiefer von den Fischen bis zu den Säugethieren ein anderer Skelettheil ist als bei den letzteren, muss auch die Muskulatur desselben danach beurtheilt werden. Dazu kommt noch die Complication des Kieferstiels bei den Fischen. Wir müssen gestehen, dass zu einer Vergleichung der hier in Betracht kommenden Muskeln noch nicht einmal ein Versuch gemacht ward. Der ganze Kaumuskelapparat wird bei den Fischen (Teleostei) jederseits durch einen grossen, aus mehreren Portionen zusammengesetzten, theils vom Gaumengerüste, theils vom Kieferstiele seinen Ursprung nehmenden Muskel dargestellt, welcher sich am Ober- und am Unterkiefer inserirt. Die an den Unterkiefer tretende Portion entspricht jenen Muskeln, die wir bei den höheren Thieren als Temporalis, Masseter und Musculi pterygoidei bezeichnen. Auch der Kieferstiel besitzt einen besonderen Hebemuskel, und zur Bewegung der nur durch ein Band verbundenen Unterkieferhälften ist ein gemeinschaftlicher Anzieher vorhanden.

Bei Amphibien und Reptilien hat sich von der Kaumuskelmasse eine innere Portion als Pterygoideus gesondert, die selbst wieder in zwei Abtheilungen (Pterygoideus externus und internus) zerfallen kann (Saurier), und auch die Scheidung des Temporalis und Masseter ist durch Schichtenbildung angedeutet. Das Herabziehen des Kiefers besorgt in beiden Classen ein Digastricus, der einen kurzen aber mächtigen Bauch am Hinterrande des Unterkiefers bildet. Eine Vermehrung der Muskeln zeichnet die Schlangen aus, indem sowohl Adductoren der Unterkieferäste als besondere das Quadratbein und einzelne Knochen des Gaumengerüstes bewegende Muskeln bei den Eurystomata in nicht unbedeutender Entwickelung getroffen werden. Aehnliche Muskeln, als Heber der Flügelbeine und des Quadratbeins, bestehen auch noch bei den Vögeln und bewirken die Bewegung des Oberkieferapparates. Von den eigentlichen Kiefermuskeln hat der Temporalis die grösste Ausdehnung, und der in den unteren, mit beweglichen Kieferhälften versehenen Abtheilungen vorhandene Adductor wird durch einen quer zwischen den Kieferästen ausgespannten Muskel von anderer Bedeutung vertreten.

Die Kaumuskeln der *Säugethiere* sind in Zahl, Ursprung und Insertion mit der menschlichen Bildung übereinstimmend und weichen ausser einem

allgemein grösseren Volumen nur in jenen Verhältnissen ab, die durch Form der Ursprungs- und Insertionsflächen an den betreffenden Knochen gegeben sind. Der Digastricus ist häufig nicht der einzige Senkmuskel des Unterkiefers, indem er noch durch Muskeln, die vom Sternum (Kameel) zum Unterkiefer treten, unterstützt wird.

Muskeln des Visceralskelets.

Das bei den Fischen bestehende Bogengerüste des Visceralskelets besitzt ein besonderes zwischen den einzelnen Abschnitten sich wiederholendes System von Muskeln, durch welche die einzelnen Abschnitte bewegt werden. Da die primären Kieferstücke gleichfalls dem Visceralskelete angehören, so werden die ihnen zukommenden Muskeln als Differenzirungen des Muskelapparates des Visceralskelets zu gelten haben. Ein grosser Theil der Muskulatur des letzteren entspringt vom Schädel, andere liegen zwischen den Bogen einer Seite, und noch andere besitzen eine quere Anordnung und bedingen eine Annäherung der beiderseitigen Bogen. Von den Kiemenbogen gehen Muskeln zu den Kiemenstrahlen. Bei den Selachiern sehr entwickelt, sind sie bei den Knochenfischen rudimentär, und erscheinen am zweiten primitiven Visceralbogen in die Muskulatur des Kiemendeckels und der Kiemenhautstrahlen umgewandelt.

Den Amphibien kommt während des Larvenzustandes eine ähnliche Muskulatur zu, sie ist zum Theile aus jener der Fische ableitbar, und erhält sich bei den Perennibranchiaten. Mit dem Verschwinden des Kiemengerüstes und der dabei wachsenden Selbständigkeit des Zungenbeins geht ein Theil der Kiemenmuskulatur an dieses über. Der geänderte Werth des Apparates ist von neuen Complicationen begleitet. Von verschiedenen Skelettheilen entspringen einzelne Muskeln, durch welche in den höheren Abtheilungen dem Zungenbein eine grössere Variation der Bewegung ermöglicht wird. Die MM. genio-mylo-omo- und sternohyoidei kommen in den höheren Classen fast ausnahmslos vor und dazu kommt schon bei Vögeln und Reptilien noch ein besonderer Stylohyoideus.

Muskeln der Extremitäten.

Zur Bewegung der unpaaren Flossen der *Fische* dienen mehrfache Systeme kleiner Muskeln, welche an der Medianlinie des Rückens gelagert, theils an die Flossenstrahlträger, theils an die Flossenstrahlen selbst gehen und deren Hebung und Senkung bewirken.

Von den paarigen Gliedmaassen besitzen die den Extremitäten der höheren Wirbelthiere homologen Flossen der Fische sowohl an ihrem Gürtelapparate als an dem freien Abschnitte eine Anzahl von Muskeln, die mit denen der übrigen Wirbelthiere noch keineswegs erfolgreich verglichen werden können. Für die Flosse selbst bestehen der oberen wie der unteren Fläche angelagerte Heber und Senker, die in theilweiser Combination auch adductorische oder abductorische Bewegungen ausführen. Sie vertheilen sich auf die einzelnen Abschnitte der Flosse und sind am reichsten bei Selachiern ausgebildet.

Mit der Umgestaltung der Gliedmaassen tritt auch eine Veränderung bezüglich der Muskulatur ein, und zwar zunächst eine Vereinfachung der Zahl, aber auch eine Vermannichfachung der Leistung durch die grössere Freiheit und Selbständigkeit, sowie durch die Differenzirung derselben in einzelne ungleichwerthige Abschnitte bedingt. Als bedeutendste Verschiedenheit gegen die bei Fischen vorhandenen Einrichtungen ist die bei höheren Wirbelthieren stattfindende Ausbreitung der Muskulatur des Brustgürtels und der Vorderextremität über die dorsale Körperfläche hervorzuheben. Die aus den oberen Seitenrumpfmuskeln hervorgegangenen Theile werden von mehrfachen Schichten überlagert, indem jene Muskeln oft von einer längeren Strecke der Wirbelsäule entspringen. So sehen wir schon bei den Amphibien vom Rücken her eine Anzahl von Muskeln zum Schulterblatte treten, welche theils als Vorwärtszieher, theils als Rückzieher wirken, und einem M. cucullaris, den Rhomboidei, dem Levator scapulae entsprechen. Sie sind wenig entwickelt bei den Perennibranchiaten, indess schon die Salamandrinen, mehr noch die Anuren sie so ausgebildet zeigen, dass man in ihnen Homologa der gleichnamigen Muskeln der höheren Wirbelthiere erkennen kann. Bei den mit einer Clavicula versehenen Säugethieren kommt noch ein M. cleidomastoideus hinzu, der mit dem ihm anliegenden, auch bei Reptilien vorhandenen Sternomastoideus nur selten, wie beim Menschen, vereinigt ist. — Als Antagonisten dieser Muskelgruppe wirken Herabzieher des Schultergürtels, als welche die Serrati antici (major und minor [Pectoralis minor]) zu nennen sind. Sie haben wegen des Mangels wahrer Rippen bei den Anuren ihre Lage insofern geändert, als sie von Querfortsätzen entstehen und mit ihren Portionen aufwärts convergiren. Auch bei Reptilien, z. B. den Crocodilen, liegen die Ursprünge der Serrati an den Halsrippen. Bei Vögeln und Säugethieren (soweit letzteren eine Clavicula zukommt) besteht noch eine Subclavius.

Als Muskeln des Oberarms sind anzuführen: der Deltoides, der Scapularis, Latissimus dorsi, Pectoralis major und Coracobrachialis. Der Deltamuskel wirkt als Heber und Vorwärtszieher des Armes und theilt sich nicht selten in mehrere Portionen (Vögel) oder verschmilzt mit dem Cucullaris zu einem einzigen Muskel (manche Säugethiere). Der Scapularis theilt sich schon bei den Reptilien in mehrere Portionen, die bei Vögeln und Säugethieren als Subscapularis, Supra- und Infraspinatus bestehen. Latissimus dorsi und Pectoralis major erhalten bei den Vögeln eine hohe Bedeutung, indem ersterer, meist aus mehreren Schichten bestehend, beim Fluge den hinteren Theil des Rumpfes hebt, und letzterer je nach der Ausbildung des Sternums eine beträchtliche Grösse besitzen kann und meist in mehrere Portionen zerfällt, die sich auch bei den Chiropteren, dann bei grabenden Säugethieren als Anpassungen wiederfinden. Ein solches Zerfallen trifft auch den Coracobrachialis der Vögel (Coracobrachialis superior et inferior).

Für den Vorderarm bestehen schon von den Amphibien an Strecker und Beuger, welche theils am Humerus, theils am Schultergürtel ihren Ursprung nehmen, und bei Reptilien und Vögeln, wenn auch an Zahl etwas vermehrt, in der Leistung sich einfacher verhalten, als die ihnen mor-

phologisch entsprechenden Muskeln des Menschen. Auch Handwurzel und Mittelhand lassen bezüglich ihrer Muskulatur die beim Menschen vorkommenden Einrichtungen wahrnehmen, wenn auch die sehr verschiedenartigen Leistungen der Extremität, mit denen oft ganz beträchtliche Modificationen der bezüglichen Skelettheile einhergehen, abweichende Verhältnisse an der Muskulatur hervorrufen. Eine Vereinfachung der Strecker und Beuger der Finger, sowie der übrigen Muskulatur des Extremitätenendes ist bei allen ein reducirtes Handskelet besitzenden Säugethieren vorhanden, und zwar um so bedeutender, je grösser die Reduction ist, welche Carpus, Metacarpus und Phalangen erfahren, wie solche namentlich für die Ungulaten sich trifft.

Für die Muskeln der hinteren Extremität und des Beckengürtels ergeben sich im Allgemeinen Uebereinstimmungen mit denen der Vorderextremität. Doch muss auch hier wieder auf die verschiedene Leistung von morphologischen Aequivalenten aufmerksam gemacht werden, welche Verschiedenheit aus einem differenten Verhalten der knöchernen Apparate und namentlich der Gelenke resultirt.

Die von der Lendengegend der Wirbelsäule und der Innenfläche der Darmbeine entspringenden Muskeln (M. psoas und iliacus internus) fehlen den Vögeln. Bei den Amphibien und Reptilien sind nur zum Theil homologe Muskeln zu erkennen. Dasselbe gilt vom Obturator internus, während der Piriformis (die Batrachier ausgenommen) ein ausgedehnteres Vorkommen besitzt. Auch die äusseren Beckenmuskeln (wie z. B. die Glutaei) finden sich weit verbreitet, wenn auch, wie bei den Amphibien, ihre Grösse noch sehr unbedeutend ist und sie häufig nur durch einen einzigen Muskel repräsentirt werden. Am Oberschenkel finden sich an der vorderen und seitlichen Fläche die Strecker des Unterschenkels, die bereits bei den Amphibien eine mit mehrfachen Köpfen entspringende Muskelmasse vorstellen (Extensor cruris), die Innenseite nehmen die Adductoren ein, und hinten lagern die Beuger, bei den geschwänzten Amphibien einfacher, bei den Anuren dagegen Anschlüsse bietend an die bei Säugethieren bestehenden Verhältnisse.

Die Muskeln des Unterschenkels lassen sich an der Vorderfläche als lange Strecker der Zehen und Heber des Fusses (Extensores tarsi der Amphibien) unterscheiden. An der Hinterfläche nehmen die Strecker des Fusses und die Beuger der Zehen Platz. Die ersteren repräsentirt schon bei den Amphibien der starke Gastrocnemius, dessen Endsehne in die Plantaraponeurose übergeht. Bei den Vögeln inserirt sich derselbe mit drei Köpfen entspringende Muskel an den Tarso-Metatarsusknochen, und bei den Säugethieren, wo sich fast constant ein zweiter Muskel, der Soleus, von ihm gesondert hat, zeigt er gleichfalls häufig eine Fortsetzung in die Plantaraponeurose, während er bei Anderen wie auch beim Menschen am Tuber calcanei inserirt. Der Soleus geht häufig in eine selbständige Sehne über, die an der Fussohle für die Zehen sich theilt und den fehlenden Flexor digiti brevis ersetzt. Von den Beugern der Zehen ist bei den Amphibien nur der kurze selbständig; bei den Vögeln bestehen zwei, deren beider Ursprung zum Theil bis auf's Femur verlegt ist. Dazu treten noch besondere Beuger für die

beiden inneren Zehen. Der lange Zehenbeuger der Säugethiere nimmt häufig den Tibialis posticus auf und repräsentirt zugleich den kurzen, der sich erst allmählich von ihm sondert. In ähnlichem Verhältniss steht der M. plantaris, der gleichfalls häufig einen accessorischen Theil des langen Zehenbeugers vorstellt.

Von den Abductoren und Adductoren, Beugern und Streckern des Endes der hinteren Gliedmaassen muss im Allgemeinen wiederholt werden, was oben von jenen der vorderen Extremität gesagt worden ist. Besonders hervorzuheben bleibt nur das Vorkommen besonderer Beugemuskeln für die einzelnen Phalangen bei den Amphibien.

Eine eigenthümliche Einrichtung kommt bei den Vögeln durch Verbindung eines Muskels des Oberschenkels mit dem langen Zehenbeuger zu Stande. Ein dem Gracilis der Säugethiere homologer Muskel sendet nämlich seine Sehne über das Knie zum Unterschenkel, und da um den lateralen Rand abwärts bis zum Tibio-Tarsalgelenk, wo sie sich mit der Sehne des langen Zehenbeugers verbindet. Beim Niedersitzen wird der Gracilis durch Beugung des Knies gespannt, und wirkt dadurch auf die Sehne des Zehenbeugers, so dass die Zehen sich krümmen, ohne dass eine Muskelthätigkeit ins Spiel kommt.

Elektrische Organe.

§ 209.

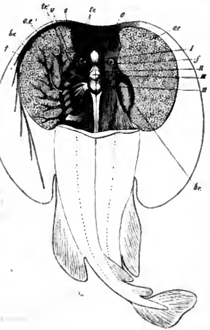
Eigenthümliche, nur einer kleinen Anzahl von Fischen zukommende Apparate stellen die sogenannten elektrischen Organe vor, die in anatomischer Hinsicht durch die in ihnen stattfindende Endigung mächtiger Nervenmassen, in physiologischer aber durch die Entwickelung der Elektricität wichtig geworden sind. Die Nerven leiten centrifugal, und bieten auch in ihrer Endigungsweise Verhältnisse dar, welche mit jenen der motorischen Nerven in den Muskelfasern übereinkommen. Aus diesen Umständen leiten wir die Berechtigung ab, diese Organe dem Muskelsysteme anzufügen. Ob sie in einem genetischen Zusammenhange mit den Muskeln stehen oder nicht, ist unbekannt.

Die mit diesen Organen ausgestatteten Fische gehören zu den Gattungen Torpedo und Narcine unter den Rochen, Gymnotus unter den Aalen, Malapterurus unter den Welsen; auch Mormyrus besitzt ähnliche Organe, die aber bezüglich der bei den Uebrigen nachgewiesenen Elektricitätsentwickelung noch nicht näher geprüft wurden. Endlich ist auch bei Raja ein meist als pseudo-elektrisches Organ bekannter Apparat vorhanden, welcher, von ähnlichem Baue wie die anderen Organe, elektrische Erscheinungen nachgewiesen haben soll.

Obwohl in Lage und in dem gröberen anatomischen Verhalten in den einzelnen Gattungen sehr von einander abweichend, kommen alle die erwähnten Organe darin mit einander überein, dass sie aus verschiedenartig gestalteten, durch Bindegewebe abgegrenzten und mit einer gallertartigen Substanz gefüllten »Kästchen« zusammengesetzt erscheinen. Zu der einen Fläche dieser »Kästchen« treten die Nerven heran, um feine Netze zu bilden, aus denen schliesslich für jedes Kästchen eine die Nervenendigungen dar-

stellende »elektrische Platte« hervorgeht. Haben wir so die Elemente der Organe in ihren wesentlichsten Momenten kennen gelernt, so können wir das Verhalten derselben zum gesammten Apparate, sowie die Beziehungen zu den Nerven am *Zitterrochen* (Torpedo) näher betrachten. Diese Thiere besitzen jederseits ein zwischen dem Kopfe, den Kiemensäcken (Fig. 233. *br*) und dem Propterygium der Brustflosse gelagertes, die ganze Dicke des Körpers durchsetzendes Organ (*oe*), welches oben wie unten nur vom Körperintegumente überzogen wird. Eine derbe sehnige Haut bildet eine specielle Umhüllung. Jedes Organ setzt sich aus zahlreichen parallel neben einander stehenden Prismen zusammen, die ihrerseits wiederum aus einer Reihe auf einander geschichteter Elemente, den oben erwähnten Kästchen, bestehen. Letztere sind durch Bindegewebe inniger unter einander vereinigt, und alle empfangen die in die Prismen eindringenden Nerven von unten her, so dass die der Nervenendigung entgegengesetzten, freien Flächen der elektrischen Platten im gesammten Organe dorsal gerichtet sind. Zum Organe treten fünf starke Nervenstämme, der vorderste ist der Ramus electricus des N. trigeminus, die vier hinteren entsendet der N. vagus. Die Nerven finden ihre gröbere Verzweigung zwischen den Prismen.

Fig. 233.



Bei den übrigen elektrischen Fischen besitzen die bezüglichen Organe zwar einen mit dem Geschilderten bezüglich der feineren Verhältnisse übereinstimmenden Bau, allein schon in der Oertlichkeit ihres Vorkommens,

Fig. 233. Ein *Zitterrochen* (Torpedo) mit dem präparirten elektrischen Organe. Rechterseits ist das Organ *oe* blos an der Oberfläche frei gelegt. Median grenzt es an die noch von einer gemeinsamen Muskelschichte überzogenen Kiemensäcke (*br*), die auf der andern Seite einzeln dargestellt sind. Auf derselben linken Seite sind zugleich die zum elektrischen Organe tretenden Nervenstämme präparirt, und eine Strecke weit ins Organ verfolgt. Die geöffnete Schädelhöhle zeigt das Gehirn: *I* Vorderhirn, *II* Zwischenhirn. *III* Mittelhirn. *v* Nervus vagus. *tr* Nervus trigeminus. *tr'* Elektrischer Ast desselben. *o* Auge. *f* Spritzloch. *t* Gallertröhren. *br* Kiemen.

wie nicht minder in dem Verhalten der die elektrischen Platten bergenden »Kästchen« ergeben sich zahlreiche Verschiedenheiten. Man darf daraus schliessen, dass die genannten Organe trotz ihrer histiologischen und physiologischen Uebereinstimmung morphologisch differente sind. Sie können nicht von einander oder von einem gemeinsamen Stammorgane abgeleitet werden, sondern stellen ganz selbständige Differenzirungen dar. Dafür spricht auch die Beziehung zu sehr verschiedenen Nerven, sowie nicht minder ihr Vorkommen in weit von einander stehenden Abtheilungen der Fische.

Bezüglich des Baues der elektrischen Organe bei den übrigen damit versehenen Fischen ist zu bemerken, dass bei *Narcine* ein Anschluss an die Torpedines besteht.

Beim *Zitteraal* (Gymnotus electricus) sind jederseits zwei elektrische Organe vorhanden, welche dicht unter der äussern Haut, am Schwanztheile des Körpers liegen, und eine ansehnliche Längenausdehnung besitzen. Von einer aponeurotischen Umhüllung dringen horizontal gerichtete Lamellen in das Organ, und zerfällen dasselbe in zahlreiche über einander gelegene Abschnitte, die wiederum durch senkrecht auf der Längsaxe des Fisches stehende, secundäre Scheidewände in viele schmale, ziemlich hohe und sehr lange Fächer abgetheilt sind, die den oben geschilderten Kästchen entsprechen. Die Nerven der Organe werden von zahlreichen Spinalnerven geliefert.

Der *Zitterwels* (Malapterurus electricus) zeigt das elektrische Organ mit dem den ganzen Körper umgebenden Integument in doppelter Aponeurosenhülle verbunden und symmetrisch in zwei Hälften getheilt. In jedem der Organe verlaufen unzählige Mengen zarter bandartiger Membranen, nur durch geringe Zwischenräume getrennt von dem dorsalen Ende des Organes bis zum ventralen herab, und stellen ebenso viele quer auf der Achse des Fisches stehende Scheidewände vor, die wiederum durch schräge Lamellen vielfach unter einander sich verbinden. Auf diese Weise entsteht ein reiches Fachwerk mit einzelnen scheiben- oder linsenförmigen Hohlräumen, welche eine je ein Nervenende aufnehmende elektrische Platte bergen, somit als die Analoga der Kästchen beim Zitterrochen anzusehen sind. Bezüglich der Nerven besteht beim Zitterwels ein eigenthümliches Verhalten, indem jedes der beiden elektrischen Organe nur von einem im Rückenmarke entspringenden Nerven versorgt wird, der sich schon oberflächlich vielfach verästelt. Dieser elektrische Nerv entspringt zwischen dem zweiten und dritten Spinalnerven, und wird nur aus Einer colossalen Primitivfaser gebildet, die von einer dicken Hülle umgeben ist. Alle Verzweigungen der Nerven am und im elektrischen Organe beruhen auf Theilungen der Primitivfaser, welcher als Ursprungsstätte eine colossale, vielfach verästelte Ganglienzelle entspricht. Die beiderseitigen Ganglienzellen sind neben einander gelagert.

Die *Mormyri* tragen je ein Paar elektrischer Organe zu beiden Seiten des Schwanzes, und zeigen dieselben von länglicher Gestalt, gleichfalls durch senkrechtes Fachwerk in vielfache Kästchen getheilt, die sich ähnlich wie die des Zitterwelses verhalten, und die auch hinsichtlich ihres feineren Baues enge an die übrigen elektrischen Organe sich anschliessen. Das Gleiche gilt auch von den eigenthümlichen zu beiden Seiten des Schwanzes der »nicht elektrischen Rochen« befindlichen Organen, welche mit denselben durch bindegewebige Scheidewände gestützten Kammern versehen sind, und in diesen die Endigungen von Nerven aufnehmende »elektrische Platten« beherbergen. Aus diesen anatomischen Verhältnissen ist wohl zu schliessen, dass auch das Schwanzorgan der bisher für nicht elektrisch gehaltenen Rochen den elektrischen Organen beizurechnen sei. Sowohl bei den Mormyri als bei den nicht elektrischen Rochen empfängt das Organ seine Nervenzweige von zahlreichen Rückenmarksnerven.

Als die wichtigsten Elemente der elektrischen Organe sind die in den schon oben erwähnten Kästchen oder Fachern eingelagerten elektrischen Platten anzusehen; flach ausgebreitete, aus verschmelzenen Zellen bestehende Gebilde, in welche die Endigungen der elektrischen Nerven übergehen. Es ist immer nur Eine Fläche dieser Platten, mit der die Nerven verschmelzen, und diese Fläche ist in allen Platten eines Organes dieselbe. Sie ist zugleich diejenige, die sich elektro-negativ verhält, wogegen die entgegengesetzte freie Fläche der Platte elektro-positiv erscheint. Beim Zitterrochen ist die obere Fläche elektro-positiv, denn der Antritt der Nerven an die in den Kästchen der prismatischen Säulen gelegenen elektrischen Platten findet von unten her statt, und auch bei Gymnotus treten sie an die hintere, im Moment der Elektricitäts-Entwickelung negative Fläche der Platten, und die vordere, sich positiv verhaltende ist die freie. Die Richtung des Stromes geht daher von hinten nach vorne. Bei Malapterurus scheint das Verhalten ein umgekehrtes zu sein, indem nach DUBOIS-REYMOND die Stromesrichtung vom Kopfe zum Schwanze geht, obgleich die Nerven an der hinteren Seite der Platte herantreten, die vordere somit als die freie erscheint. Es hat sich aber herausgestellt, dass je eine Platte von einem Nerven von hintenher durchbehrt wird, und letzterer erst an der vorderen, im Momente des Schlags negativen Fläche an die elektrische Platte ausstrahlt, so dass also auch hier die grösste Uebereinstimmung zwischen anatomischem Befunde und physiologischem Verhalten sich ergibt.

Die Herstellung eines Einklanges in den verschiedenen bisher über die elektrischen Organe der Fische bestehenden Angaben verdanken wir M. SCHULTZE (siehe dessen Abhandlungen über die elektrischen Organe der Fische in Abhandl. der Naturforsch. Gesellsch. zu Halle. Bd. IV. V. — Auch die elektrischen Organe von Mormyrus stimmen mit Obigem überein. Es ist entweder die vordere Fläche der elektrischen Platte oder die hintere, zu der der Nerv tritt, im ersteren Falle aber tritt der Nerv durch ein Loch der Platte, um erst hinten mit ihr zu verschmelzen (M. dorsalis, anguilloides), so dass in beiden Fällen das vordere Ende des Organs nach Analogie von Gymnotus, Malapterurus und Torpedo sich positiv gegen das hintere verhalten wird. Im Schwanzorgane der übrigen Rochen treten die Nerven von vorn zu einem der elektrischen Platte analogen Gebilde.

Folgende Schriften sind noch über den Bau der elektrischen Organe der Fische anzuführen. SAVI, Recherches anatomiques sur le Système nerveux et sur l'organ electrique de la torpille. Paris 1844. — ROBIN, Recherches sur un appareil qui se trouve sur les poissons du genre des Raies, Ann. Sc. nat. III. VII. — ECKER, Untersuchungen zur Ichthyologie. Freiburg 1856. — BILHARZ, das elektrische Organ des Zitterwelses. Leipzig 1857. — M. SCHULTZE in A. A. Ph. 1858. S. 193.

Organe der Empfindung.

Nervensystem.

§ 210.

Die Centralorgane des Nervensystems lagern in dem über der Axe des Rückgrates befindlichen Canale, der von dem oberen Bogensystem des Axenskeletes umschlossen wird. Sie bestehen aus symmetrisch angeordneten Nervenmassen, die nur bei den Acrania (Leptocardier) in der ganzen Länge ein mehr gleichartiges Verhalten darbieten, während sie bei den Cranioten in zwei grössere Abschnitte, das Gehirn und das Rückenmark gesou-

dert sind. Wenn auch in letzterem eine Wiederholung der bei anderen gegliederten Thieren bestehenden Bildung einer Ganglienkette nicht zu verkennen ist, so kann von dieser doch das Rückenmark keineswegs abgeleitet werden; vielmehr ist das centrale Nervensystem der Wirbelthiere als eine im hohen Maasse weiter entfaltete Ausbildung der oberen Schlundganglien wirbelloser Thiere anzusehen.

Für die sämmtlichen Centralorgane des Nervensystems besteht bei allen Wirbelthieren eine gleichartige Anlage, die durch eine aus dem oberen Keimblatte gebildete, allmählich zu einer Rinne und dann zu einem Rohr sich gestaltende Schichte (Fig. 234. *m* vorgestellt wird (Medullarplatte). Die Sonderung des centralen Nervensystems nimmt demnach, wie jene der Sinnesorgane, ihren Ausgang von der ursprünglichen Oberfläche des Körpers. Das primäre Integument liefert die Organe, welche für die Beziehungen des Organismus zur Aussenwelt bestimmend sind. Wenn wir diesen Satz erst für die Wirbelthiere aufstellen, so folgt daraus nicht, dass für die anderen Stämme im Allgemeinen ein anderes Verhalten bestehe, sondern es ist nur die genaue Kenntniss des Thatsächlichen, durch die uns erst hier jene Aufstellung gestattet ist. Während der vorderste Abschnitt durch Erweiterung und vielfache andere Modificationen das Gehirn hervorgehen lässt, erscheint der übrige Theil des Medullarrohrs unter gleichartiger Differenzirung als Anlage des Rückenmarks. Die Differenzirung des Gehirnabschnittes ist bei Allen dieselbe, und selbst nach der Anlage der einzelnen Theile des Gehirns findet sich zwischen entfernten Abtheilungen grösste Uebereinstimmung vor. Bei den Cyclostomen erhält sich der indifferente Zustand des Gehirns sehr lange, indess er sonst auf früheste Stadien der Entwickelung beschränkt ist.

Fig. 234.



Fig. 235.



Durch die Erweiterung des vordersten Abschnittes entstehen anfänglich drei (Fig. 235. *a*), dann fünf auf einander folgende blasen-

Fig. 234. Schematischer Querschnitt durch die Embryonalanlage des Hühnchens vom Ende des ersten Bruttages. *ch* Chorda dorsalis. *u* Urwirbel. *sp* Seitenplatten. *m* Medullarplatte, bereits zur Rinne umgebildet, am Rande *w* in das Hornblatt *h* übergehend. *d* Darmdrüsenblatt. (Nach Remak.)

Fig. 235. Embryonalanlage des *Hundes*, vom Rücken her gesehen, mit der Anlage des centralen Nervensystems, von welchem die Medullarplatte (*b*) eine nach oben offene Rinne bildet. An dieser sind vorne die Anlagen der drei primitiven Hirnblasen *a* als ebensoviele Ausbuchtungen bemerkbar, während der hintere Abschnitt der Rinne in den Sinus rhomboidalis (*a'*) der Lendengegend erweitert ist. *c* Seitenplatten, die Leibesanlage abgrenzend. *d* Aeusseres und mittleres Keimblatt. *f* Darmdrüsenblatt. (Nach Bischoff.)

förmige Theile (Gehirnblasen), deren Binnenräume unter sich zusammenhängen, sowie der letzte in das ihm folgende Medullarrohr sich fortsetzt. Die erste Gehirnblase bezeichnet man als **Vorderhirn** (Fig. 236. *a*), die darauf folgende stellt das **Zwischenhirn** (*b*) dar; eine dritte Erweiterung bildet das **Mittelhirn** (*c*), auf welches das **Hinterhirn** (*d*) sowie das unmittelbar ins Rückenmark übergehende **Nachhirn** (*e*) folgen. Anfänglich in dieser Reihe hintereinander gelagert, erstrecken sich die Blasen in der Fortsetzung der Längsaxe des Rückenmarks, um jedoch sehr bald gegen letzteres in Winkelstellung zu treten. Damit verbinden sich ungleiche Wachsthumserscheinungen am oberen und am unteren Abschnitte, so dass durch Ausdehnung einzelner Strecken der oberen Theile die minder voluminös sich entwickelnden Partien bedeckt werden. Zwischen Vorder- und Zwischenhirn bildet sich eine Spalte (Fig. 236. *s*), durch welche von den Umhüllungen des Gehirns ein Fortsatz sich ins Innere erstreckt. Unter den Cyclostomen kommt es nur bei den Petromyzonten zu dieser Spaltenbildung. Am hinteren Ende der Spalte liegt das als Zirbel oder Epiphysis cerebri bekannte Gebilde.

Fig. 236.



Der untere Abschnitt des Zwischenhirns, den Boden der zweiten Hirnblase darstellend, bildet eine Ausbuchtung, die, allen Wirbelthieren gemeinsam, als Trichter bezeichnet wird. Gegen sie wächst von der Schlundwand her eine Fortsetzung der Schleimhaut ein, die, später sich abschnürend, einen Theil des dem Trichter angefügten Hirnanhangs (Hypophysis) vorstellt (Rathke). Wie die Räume der primitiven Gehirnblasen unter einander communiciren, so stehen auch später die Räume der aus den Hirnblasen hervorgegangenen Abschnitte mit einander in Zusammenhang. Erweiterte Stellen dieser Räume werden als Ventrikel, Hirnkammern, bezeichnet. Von diesen, allen Cranioten zukommenden Gestaltungsverhältnissen ausgehend, verfolgen wir die für die einzelnen Abtheilungen charakteristischen Differenzirungen.

Der Sonderung des vordersten Abschnittes der Anlage des Nervensystems gegenüber bieten sich am hinteren Theile viel einfachere Verhältnisse, indem derselbe mehr oder minder gleichartig sich zum Rückenmarksrohre abschliesst, in welchem der ursprüngliche Binnenraum als Centralcanal sich forterhält. Ungeachtet mannichfacher Veränderungen, welche das einfache Rückenmarksrohr bis zu seiner späteren Ausbildung eingeht, hat es doch im Verhältniss zum Gehirn als der indifferentere Theil zu gelten, wie schon durch das mehr gleichartige Verhalten der aus ihm hervorgehenden Nerven im Vergleiche mit den aus den Gehirn entspringenden ersichtlich ist.

Die Verbreitung des peripherischen Nervensystems entspricht der in der Wirbelbildung ausgesprochenen Gliederung des Körpers. Sie ist in diesem

Fig. 236. Senkrechte Medianschnitte durch Wirbelthierhirne. *A* Von einem jungen *Selachier* (Heptanchus). *B* Vom Embryo der *Natter*. *C* Von einem *Ziegen*-Embryo. *a* Vorderhirn. *b* Zwischenhirn. *c* Mittelhirn. *d* Hinterhirn. *e* Nachhirn. *s* Primitiver Hirnschlitz. *h* Hypophysis.

Verhalten deutlich am spinalen Abschnitte, wo jedem Wirbelsegmente ein Nervenpaar bestimmt ist. Am cerebralen Theile dagegen sind mit der Umbildung der Wirbelsegmente auch für die bezüglichen Nerven bedeutende Modificationen aufgetreten, so dass ein mit den Spinalnerven harmonirendes Verhalten nur schwer nachzuweisen ist.

Die Formelemente des Nervensystems der Wirbelthiere schliessen sich jenen der wirbellosen Abtheilungen an. In den centralen Apparaten spielen Ganglienzellen die Hauptrolle; Fortsätze verbinden sie sowohl unter sich als mit den leitenden Formbestandtheilen, den Nervenfasern. Die letzteren bieten eine eigenthümliche Differenzirung dar. Bei den Leptocardiern sind sie von Nervenfasern der meisten wirbellosen Thiere nicht unterschieden. Es sind feine, blasse, hin und wieder einen Kern aufweisende Züge. Auch bei den Cyclostomen enthält das peripherische Nervensystem nur blasse Fasern, die aus einer zarten Hülle und einem homogenen oder leicht streifig erscheinenden Inhalte bestehen. Bei den übrigen Wirbelthieren erhält sich dieser Zustand nur in den dem Sympathicus angehörigen Fasern, indess die cerebrospinalen in ihrem frühesten Zustande mit jenen übereinstimmenden Fasern ihren vom Neurilemm umgebenen Inhalt in einen centralen Strang — den Axencylinder — und eine diesen umgebende, vorzüglich aus fettartiger Substanz bestehende Hülle, die Markhülle, sondern. Hinsichtlich genauerer Nachweise muss auf die Handbücher der Gewebelehre verwiesen werden.

Die Entwickelung des centralen Nervensystems aus der Medullarplatte bringt die Tunicaten, speciell die Ascidien, näher an den Stamm der Wirbelthiere. Auch bei jenen ist eine solche Differenzirung nachgewiesen (KOWALEWSKY l. cit.). Der Medullarschlauch, wie er nach dem Schlusse der Rinne bei Ascidien entsteht, zeigt sogar noch eine besondere Uebereinstimmung mit dem Medullarrohre von Amphioxus in dem Besitze einer vorderen Ausmündung. Wenn so die Entwickelung der Nervencentren in beiden Thierabtheilungen eine Strecke gemeinsam geht, so beginnt doch bald eine Divergenz, indem nur aus einem Theile des Medullarschlauchs der Ascidien die Ganglienanlage entsteht, während ein anderer Theil Sinnesapparate bildet. Diese bedeutende Verschiedenheit wird einigermaassen dadurch aufgewogen, dass auch bei den Wirbelthieren die Anlage von Sinnesorganen aus dem Medullarrohre erfolgt.

Durch diese Verknüpfung des centralen Nervensystems der Tunicaten mit jenem der Wirbelthiere wird das letztere mit den Einrichtungen des Nervensystems der Wirbellosen besser als bisher vergleichbar. Indem wir das Ganglion der Tunicaten (s. oben S. 491) als Homologon der oberen Schlundganglien der Würmer etc. betrachten, müssen wir das von ersterem abzuleitende Medullarrohr der Wirbelthiere gleichfalls mit den oberen Schlundganglien der Wirbellosen in Beziehung bringen. Während beim ungegliederten Tunicatenorganismus das Ganglion einfach bleibt, auf einen geringen Längsdurchmesser beschränkt, wird mit dem Auftreten von Metameren am Wirbelthierorganismus eine Längsausdehnung des dorsalen Nervencentrums, oder, genauer genommen, eine Metamerenbildung an jenem Centralorgane erklärlich. An die Stelle des einfachen Ganglions treten zahlreiche, hinter einander gelagerte gleichwerthige Gebilde. In continuirlicher Verbindung stellen sie das Medullarrohr vor. Im Grossen und Ganzen treffen wir also hier dieselbe Erscheinung, wie sie am Bauchmarke der Gliederthiere sich zeigt. Wie die Ganglien der Bauchkette erst mit der Metamerenbildung des Körpers auftretende Wiederholungen von Ganglien darstellen, so muss das primitive Rückenmark der Wirbelthiere gleichfalls als eine mit der Metamerenbildung des Körpers in Zusammenhang stehende Erscheinung gedeutet werden, für welche die oberen Schlundganglien den Ausgangspunct abgeben. Damit erhellt von selbst, dass alle weiteren Vergleichungen, die zwischen dem Nervensysteme der Wirbelthiere und jenem der Wirbellosen, besonders

der Arthropoden, beliebt wurden, hinfällig sind, und als um so mehr verfehlt zu betrachten, als sie sich selbst auf kleinere Abschnitte erstrecken wollten. Lässt sich doch nicht einmal das Gehirn mit dem oberen Schlundganglion vergleichen, denn es gibt kein Wirbelthier, bei dem das Gehirn für sich bestände, vielmehr ist es erst eine Differenzirung aus einer mit dem Rückenmarke gleichartigen Anlage. Diese Thatsache gestattet einen Schluss auf ein relativ spätes Erscheinen des Gehirns in der Ahnenreihe der Wirbelthiere, in welcher der Leptocardierzustand weit verbreitet sein musste. Ob aber der bei der individuellen Entwickelung durch Bildung von 3 oder 5 Abschnitten sich ausdrückende Zustand dem der ersten Differenzirung eines vordersten Abschnittes des Centralnervensystems entspricht, muss vorläufig dahingestellt bleiben. Die grössere Anzahl von Visceralbogen macht vielmehr wahrscheinlich, dass ursprünglich eine bedeutendere Abschnittzahl bestand, und wenigstens am Nachhirn grossartige Zusammenziehungen auftraten.

Die oben erwähnten Spaltbildungen zwischen Vorder- und Mittelhirn, dann zwischen Hinter- und Nachhirn, dürften nicht sowohl als Continuitätstrennungen, denn als Wachsthumsverschiedenheiten zwischen einzelnen Abschnitten des Hirndaches angesehen werden. Zunächst bildet sich an jenen Stellen eine Verdünnung des Hirndaches, und indem der daselbst befindliche Ueberzug der Gefässhaut des Gehirns Wucherungen bildet, welche mit der endlich auf eine Epithelialschichte reducirten Lamelle des Daches eng verbunden gegen die Binnenräume des Gehirns einwachsen, gewinnt das ganze Verhältniss den Schein einer Spalt- oder Schlitzbildung. An der hinteren, auf dem Nachhirn liegenden Spalte bleibt die primitive Decke in den niederen Abtheilungen länger nachweisbar.

Als wichtigste Schrift für das Wirbelthiergehirn ist TIEDEMANN's Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns im Fötus des Menschen, Nürnberg 1816, zu nennen. Sie erschloss die Bahn zur Vergleichung. — Beschreibungen finden sich bei C. G. CARUS, Darstellung des Nervensystems. Leipzig 1814. MAGENDIE et DESMOULINS, Anat. des systèmes nerveux des animaux à vertèbres. 2 vols. Paris 1825, ferner SERRES, Anat. comp. du Cerveau. 2 vols. Paris 1827.

Centralorgane des Nervensystems.

Gehirn.

§ 211.

Unter den Fischen bietet das Gehirn der Cyclostomen die einfachste Form dar, und unter diesen nehmen wieder die Myxinoiden die niederste Stufe ein, indem die einzelnen Abschnitte ziemlich gleichartig sich darstellen. Der vom Vorderhirn aus gebildete, die Riechnerven entsendende Abschnitt (Bulbus oder Lobus olfactorius) erscheint meist als ein ansehnlicher, bei den Selachiern durch einen langen Tractus olfactorius mit dem Gehirne verbundener Lappen (Fig. 237. *h*). Der Zusammenhang des Tractus olfactorius mit dem Vorderhirn findet ursprünglich an der Seite des letzteren statt. Bei Cyclostomen wie bei Selachiern liegen die Lobi olfactorii von einander getrennt, bei Ganoiden und Knochenfischen sind beide Lobi olfactorii näher an einander gerückt und

Fig. 237.



Fig. 237. Gehirn eines *Hai* (Scyllium catulus). *h* Lobi olfactorii. *g* Vorderhirn. *d* Zwischenhirn. *b* Mittelhirn. *a* Nachhirn. *o* Nasenkapseln. (Nach BUSCH.)

erscheinen durch ihre Lagerung vor dem Vorderhirn als den übrigen Abschnitten gleichwerthige Gebilde. Auch Verschmelzungen mit dem Vorderhirn kommen vor. Das Vorderhirn selbst bietet bei den Selachiern (Fig. 237. *g*) eine die übrigen Abschnitte übertreffende Volumsentfaltung und zeigt Spuren einer Theilung in zwei, vier und mehr paarige Abschnitte.

Das Zwischenhirn zeichnet sich gleichfalls durch seitliche Protuberanzen aus. Bei den Selachiern (Fig. 237. *d*) deutlich vom Mittelhirn getrennt, ist es bei vielen Teleostiern mit diesem verbunden, und zugleich entwickelt sich schon bei ersteren eine auch noch bei den Ganoiden fortbestehende, den primitiven Gehirnschlitz tragende Verbindung mit dem Vorderhirn zu einem oft ansehnlich in die Länge gezogenen Abschnitte. Dadurch erscheint dieser Abschnitt mehr als eine Längs-Commissur. Immer besitzt er einen Rest seines ursprünglichen Daches, welcher den hinteren Theil der Spalte abschliesst. Sehr ansehnlich und in zwei Hemisphären getheilt, erscheint dieser Abschnitt bei Selachiern, auch vielen Teleostiern kommt er in ähnlicher Gestalt zu. Er entspricht den Lobi ventriculi tertii Joh. Müller's. Der das Infundibulum umfassende Boden dieses Abschnittes bildet zwei an der Hirnbasis vorspringende Anschwellungen, die Lobi inferiores, welche bei den Cyclostomen einfach sind und auch bei den Selachiern nur Andeutungen einer Trennung zeigen. Erst bei den Teleostiern sind sie bedeutender entfaltet, und stellen daselbst ansehnliche Anschwellungen des Gehirns vor. Das folgende Mittelhirn (Fig. 238. *d*) erscheint unansehnlich bei den Myxinoiden; mehr bei Petromyzon entwickelt. Bei den Selachiern stellt es einen meist bedeutend sich erhebenden Theil vor, der entweder unpaar oder auch (wie schon bei den Cyclostomen) in zwei Hälften getheilt, die vor oder hinter ihm liegenden Hirntheile deckt (Fig. 237. *b*). Durch Faltungen seiner Oberfläche entstehen Windungen ähnliche Zustände. Solche Windungen besitzt das Mittelhirn mancher Selachier (z. B. Carcharias). Eine verhältnissmässig bedeutende Grösse erreicht das Mittelhirn bei den Teleostiern, wo man es für das Cerebellum gehalten hat. Zuweilen erscheint es als eine nach vorne oder in die Höhe gerichtete Protuberanz. Unansehnlicher und fast immer nur eine schmale hinter und unter dem Mittelhirn liegende Lamelle bildend, stellt sich das Hinterhirn (Cerebellum) dar (Fig. 238. *b*), welches bei keinem Fische eine an seine höheren Zustände erinnernde Differenzirung eingeht.

Fig. 238.

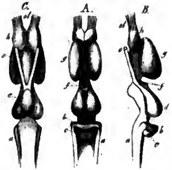


Fig. 238. Gehirn von *Polypterus bichir*. *A* Von oben. *B* Seitlich. *C* Von unten. *h* Lobi olfactorii. *g* Vorderhirn. *f* Zwischenhirn. *d* Mittelhirn. *bc* Hinterhirn. *a* Nachhirn (Medulla oblongata). *ol* N. olfactorius. *o* N. opticus. (Nach J. Müller.)

Der letzte Abschnitt des Gehirns, das Nachhirn oder die Medulla oblongata, ist immer durch beträchtliche Breite vom Rückenmark unterscheidbar. Unter Rückbildung seines Daches und Auseinanderweichen der seitlichen Theile, bildet dieser Abschnitt einen von oben her zugängigen Raum, der als Sinus rhomboidalis bezeichnet wird. Häufig wird auch dieser Abschnitt vom Mittelhirn bedeckt. Die Ränder des Sinus rhomboidalis (Corpora restiformia) erscheinen bei den Selachiern und bei Chimaera als starke gefaltete Wülste (vergl. Fig. 237 *a*), die nach vorne zu ausbiegen und als lobus nervi trigemini bezeichnet werden. Aehnliche Partien finden sich bei manchen Fischen, auch in Beziehung zum Nervus vagus, da sie mit dem Ursprunge dieses Nerven in Verbindung stehen. Bei den elektrischen Rochen erhält sich am Sinus rhomboidalis ein Theil des primitiven Daches in bedeutender Ausdehnung und stellt einen grossen, durch einen Längseinschnitt in zwei Hälften getheilten Lappen (Fig. 223. IV.) vor, der als Lobus electricus bezeichnet wird.

Das Hirn der Fische füllt anfänglich die Schädelhöhle aus, allmählich tritt aber ein bedeutenderes Wachsthum der letzteren ein, und das Gehirn beansprucht dann meist nur einen kleinen Raum derselben. Für den genannten ersten Zustand ist das Perichondrium oder Periost der Schädelhöhlenwand zugleich Hülle des Gehirns (Dura mater), welches noch von einer dünnen und gefässhaltigen Membran umschlossen wird, die sich in die Vertiefungen einsenkt. Sie stellt die Pia mater vor. Eine Bindegewebslage zwischen beiden Membranen nimmt mit der Erweiterung des Schädelraumes bedeutend zu, und bildet sich in ein fettzellenhaltiges Gewebe um, welches später sowohl bei Ganoiden als Teleostiern den grössten Theil des Raumes der Schädelhöhle ausfüllt. Aus diesem Gewebe geht die als Arachnoidea bezeichnete Hirnhülle der höheren Wirbelthiere hervor.

Die Mannichfaltigkeit der Formerscheinungen des Gehirns ist bei den Fischen um vieles bedeutender als in jeder anderen Abtheilung der Wirbelthiere. Die grösste Divergenz stellt sich bei den Teleostiern heraus. Für die Deutung mancher Formen des Gehirns der letzteren bedarf es neuer Untersuchungen.

Bezüglich einzelner Eigenthümlichkeiten des Fischgehirns ist Folgendes zu bemerken: Bei den *Cyclostomen* schliessen sich die einzelnen Abschnitte des Gehirns unmittelbar an einander. Auch die Lobi olfactorii sind dem Vorderhirne dicht angeschlossen. Besonders bei Myxinoiden zeigt jeder Abschnitt eine Theilung in zwei Hälften. Da den letzteren ein Gehirnschlitz zu fehlen scheint, liegt die Epiphysis noch zwischen Vorder- und Zwischenhirn. Bei Petromyzon ist der Rand des Gehirnschlitzes gewulstet und drängt sich zwischen die Vorderhirnblasen. Die Epiphysis liegt somit von letzteren entfernter. (Vergl. Joh. Müller, Ueber den Bau des Gehörorganes der Cyclostomen). Die Lobi olfactorii übertreffen bei Petromyzon die übrigen Abschnitte an Volum. Die Bildung eines Tractus olfactorius kommt erst bei den *Selachiern* zu Stande. Sehr lang ist er bei Carcharias, Zygaena, auch bei einzelnen Rajae. Bei manchen Selachiern macht sich eine Theilung der Endanschwellung des Tractus (also des Lobus olfactorius) bemerkbar, und bei Carcharias glaucus besteht jeder Lobus wieder aus zwei nur mit dem Tractus verbundenen Hälften. Das Vorderhirn ist bald mit einem glatten Dache versehen, bald zeigt es Einsenkungen, durch welche paarige Protuberanzen entstehen, z. B. bei Galeus. Der Verbindungstheil gegen das Zwischenhirn ist von sehr verschiedener Länge, und davon hängt die Ausdehnung des Gehirnschlitzes ab. Derselbe ist in die Quere gestellt bei Galeus, Mustelus, länger bei den Rochen, von bedeutender Länge bei Scymnus lichia. Bei Embryonen fehlt dieser Abschnitt, und die dahinter gelegenen Anschwel-

lungen des Zwischenhirns reihen sich unmittelbar ans Vorderhirn (Fig. 236. C). Er ist also eine secundäre Bildung, die auf einer einseitigen Differenzirung beruht. Eine Theilung des Zwischenhirns in zwei Hälften ist fast immer vorhanden. Der Raum des vom Zwischenhirn umschlossenen dritten Ventrikels setzt sich in den Unterlappen durch das Infundibulum fort. Das fast immer einen grossen Theil des Zwischenhirns, sowie das ganze Hinterhirn deckende Mittelhirn bietet paarige Anschwellungen bei Mustelus, auf der Oberfläche als Querlamellen erscheinende Windungen bei Galeus und Carcharias dar. Die Lobi nervi trigemini des Nachhirns gehen in reiche Falten bei Scymnus borealis über.

Die *Chimären* bieten nach Busch unmittelbaren Anschluss an die Selachier, besonders durch die Länge des Gehirnschlitzes und die Gestalt der Lobi nervi trigemini. Daran reihen sich die Gehirnbildungen der *Ganoiden*, von denen Acipenser und Polypterus gleichfalls einen langen Gehirnschlitz zeigt. Bei Lepidosteus dagegen sind die einzelnen Abschnitte noch dicht an einander gerückt. Das Zwischenhirn ist bei Polypterus und bei Acipenser nur unansehnlich, und kaum vom Mittelhirn getrennt. Letzteres scheidet sich durch eine Längsfurche in zwei Hälften, während es bei Lepidosteus durch Querfurchen ausgezeichnet ist, die an die Windungen der Selachier erinnern. Vergl. Busch, De Selachiorum et Ganoideorum encephalo Diss. Berol. 1848. Bezüglich der *Dipnoi* ist bemerkenswerth, dass die Bulbi olfactorii vom Vorderhirn nicht sich trennen. Auch Zwischen- und Mittelhirn sind nicht gesondert, und das Hinterhirn bleibt in demselben Zustande wie bei den übrigen Fischen. Ueber Lepidosiren s. Owen.

Das Gehirn der *Teleostier* schliesst sich am meisten an das von Lepidosteus an. Das Vorderhirn ist bedeutend reducirt, fast immer der kleinste Abschnitt. Die Bulbi olfactorii sind ihm bald angeschlossen, bald durch lange Tractus getrennt, z. B. bei Cyprinoiden. Das Zwischenhirn erscheint meist als ein ansehnlicher und zwei Hemisphären bildender Theil, dessen dünnes Dach sich über zwei Ganglienmassen hinwegiegt, mit denen es seitlich in Zusammenhang steht. Jene in den Raum des dritten Ventrikels einspringenden Ganglienmassen (die Thalami optici der Autoren) bieten sehr bedeutende Verschiedenheiten. Man hat sie wie den ganzen Abschnitt in gleichem Verhältniss mit der Grösse der Augen entwickelt gefunden. Sie können Windungen zeigen, wie bei den Scomberoiden. In der Regel stellen sie jederseits einen schräg verlaufenden Wulst vor.

Das Mittelhirn erscheint fast immer als ein unpaarer Abschnitt, bei Einigen bleibt es unansehnlich (Cottus scorpius, Cyclopterus). Am grössten ist es bei Thynnus, wo es weit emporragend mit seinem Ende das Zwischenhirn deckt. Aehnlich tritt es auch bei Silurus glanis auf.

Das Hinterhirn oder kleine Gehirn bleibt meist eine hinter dem Mittelhirn über die Rautengrube verlaufende Quercommissur. Sehr häufig ragt daran eine mediane Protuberanz gegen die Rautengrube vor, oder es sind deren mehrere vorhanden.

Das Nachhirn ist an der hinteren Ecke der Rautengrube durch eine Quercommissur ausgezeichnet. Seiten liegt die Grube offen, da bei sehr vielen Teleostiern eine jederseits dem Rande zukommende Anschwellung der Corpora restiformia bis zum Mittelhirn vorragt. Man hat diese Theile als Lobi posteriores bezeichnet. Ausserdem finden sich noch andere seitliche Anschwellungen, die, besonders bei Cyprinoiden, deutlich, als Lobi nervi vagi aufgeführt sind. Eine vom Boden der Rautengrube bei manchen Physostomen (Silurus, Cyprinus) vorkommende Erhebung wird Lobus impar benannt.

Eine eigenthümliche, aber noch nicht aufgeklärte Modification zeigt sich am Gehirne der *Mormyri*, s. Ecker, Anat. Beschr. d. Gehirns des karpfenart. Nilhechts. Leipzig 1854 und Marcusen, Abh. d. K. Acad. z. Petersb. VII.

Das Gehirn der *Teleostier* behandeln ausser älteren Autoren, unter denen A. Haller

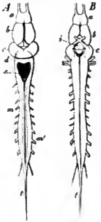
anzuführen ist: Arsaky, De pisc. cerebr. et medulla spinali. Halae 1813. Gottsche, A. A. Ph. 1835. S. 244. 433. Klaatsch, De cerebris piscium Halis 1850. S. ferner Stieda, Ueber das Rückenmark und einzelne Theile des Gehirns von Esox. Dorpat. 1861.

Die Deutung des Fischhirns auf embryologischen Nachweisen s. bei Miklucho-Maclay, Jenaische Zeitschrift IV. S. 553.

§ 212.

Das Gehirn der *Amphibien* schliesst sich in vielen Puncten enger an jenes der Fische an und namentlich sind es die Selachier und Dipnoi, welche auch hier wieder Verknüpfungen darbieten. Das Vorderhirn (Fig. 239. *b*) erscheint in zwei seitliche Hälften, die Hemisphären, getheilt und zeigt Andeutungen einer Ausdehnung nach hinten. Der von ihm umschlossene Raum trennt sich nach beiden Hälften in die Seitenventrikel, die sich nach vorne in die Bulbi olfactorii (*a*) fortsetzen. Letztere erscheinen wie bei den Selachiern an der Seite des Vorderhirns (*b*) und sind diesem unmittelbar angefügt, können aber auch einen indifferenteren Zustand zeigen, und mit dem Vorderhirn unmittelbar verschmolzen sein. Das Zwischenhirn differenzirt sich erst während des Larvenzustandes aus einem mit dem Mittelhirn gemeinsamen Abschnitte. Vor ihm findet sich der Hirnschlitz, welcher in verschiedenem Grade sich aufs Zwischenhirn fortsetzt und wieder die Epiphysis trägt. Er führt nach vorne in die von den beiden Hemisphären des Vorderhirns umschlossenen Räume, die Seitenventrikel. Die Unterfläche dieses Abschnittes trägt eine einfach bleibende Erhabenheit, die den Lobi inferiores der Fische entspricht.

Fig. 239.



Das Mittelhirn bleibt bei den Perennibranchiaten, auch noch bei den Salamandrinen, auf einer von den Anuren durchlaufenen Stufe stehen, und erlangt erst bei den letzteren ein beträchtlicheres Volum und eine Theilung in zwei Hälften (*c*). Das Hinterhirn behält dagegen stets seinen primitiven Zustand, als eine über die Rautengrube sich brückende Lamelle (*d*). Die bei den Fischen vorhandenen Differenzirungen der Medulla oblongata kommen bei den Amphibien nicht mehr zur Entwickelung.

Am Gehirne der *Reptilien* tritt die bereits bei Fischen vorhandene, durch eine bedeutendere Entwickelung der oberen Theile bedingte Beugung in der Region des Zwischen- und Mittelhirns stärker hervor. Dazu kommt eine zweite in der Region des Nachhirns, die sich in den höheren Abtheilungen weiter bildet. (Vergl. die Durchschnitte in Fig. 236.) Das Vorderhirn bietet sich in ansehnlicher Entwickelung in Gestalt von zwei das Zwischenhirn deckenden

Fig. 239. Gehirn und Rückenmark des *Frosches*. *A* Von oben. *B* Von unten. *a* Bulbi olfactorii. *b* Vorderhirn. *c* Mittelhirn. *d* Hinterhirn. *e* Nachhirn. *i* Infundibulum. *s* Rautengrube. *m* Rückenmark. *f* Filum terminale desselben.

Hemisphären dar, die ihre grösste Breite am hintern Abschnitte besitzen. Ihnen unmittelbar angeschlossen finden sich die Bulbi olfactorii. Das Zwischenhirn besitzt eine Längsspalte, indem sich der Hirnschlitz auf es ausgedehnt hat, und ist immer von unansehnlicher Grösse. Bedeutend gross sind die Seitenventrikel, die am Hirnschlitze mit dem zwischen den Hälften des Zwischenhirns gelagerten dritten Ventrikel communiciren. Dieser besitzt eine ansehnliche Ausbuchtung nach unten als Infundibulum. Das Mittelhirn ist durch eine flache Furche in zwei Hemisphären getheilt.

Fig. 240.



Das Hinterhirn zeigt bedeutendere Verschiedenheiten; bei Schlangen und Eidechsen bleibt es auf der niederen Stufe, indem es eine schmale aber senkrecht erhobene Lamelle bildet. Bei Schildkröten (Fig. 240. und 242. *A. IV*) und Crocodilen ist es breiter geworden und bei den letzteren ist ein mittlerer Abschnitt von zwei seitlichen durch bedeutendere Anschwellung ausgezeichnet. Dieser Zustand verknüpft die Reptilien mit den *Vögeln*. In dieser Classe findet sich ein noch bedeutenderes Ueberwiegen des Vorderhirns, dessen Hemisphären bald mehr in die Breite, bald in die Länge entwickelt sind. Sie stehen nur durch eine schmale vordere Commissur in Zusammenhang (Fig. 240. *B. c*), und umschliessen eine von der seitlichen Wand her einragende Ganglienmasse, welche die primitive Höhle in einen median und unten gelegenen schmalen Raum verwandelt. Diese Ganglienmassen (Corpora striata) stellen den grössten Theil des Vorderhirns dar. Sie sind bereits bei den Amphibien nachweisbar und bei Reptilien sogar sehr deutlich vorhanden (Fig. 242. *A. st*). Das kleine, von den Hemisphären des Vorderhirns völlig bedeckte Zwischenhirn ist an seinem Dache gespalten. Das beim Embryo sehr grosse Mittelhirn ist in zwei zur Seite gelagerte Hälften getheilt (Fig. 241. *c*), in

Fig. 241.

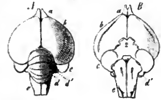


Fig. 240. *A* Gehirn einer *Schildkröte* (nach Bojanus). *B* Eines *Vogels*. Senkrechte Medianschnitte. *I* Vorderhirn. *III* Mittelhirn. *IV* Hinterhirn. *V* Nachhirn. *ol* Olfactorius. *o* Opticus. *h* Hypophysis. *a* (in *A*) Verbindung beider Hemisphären des Mittelhirns. *c* Comissura anterior.

Fig. 241. Gehirn des *Haushuhns*. *A* Von oben. *B* Von unten. *a* Bulbi olfactorii. *b* Hemisphären des Vorderhirns. *c* Mittelhirn. *d* Hinterhirn. *d'* Seitentheile desselben. *e* Nachhirn. (Nach C. G. Carus.)

welche sich der gemeinschaftliche Binnenraum fortsetzt. Am Hinterhirn ist das bei den Crocodilen angedeutete Verhalten weiter entwickelt. Der mittlere Abschnitt (*d*) ist ansehnlich, und durch querstehende Blätter ausgezeichnet, so dass sich auf senkrechten Durchschnitten eine peripherisch verzweigte Figur darstellt. Zwei seitliche Anhänge sind ihm angefügt (*d'*). Das Nachhirn wird fast vollständig vom Hinterhirn bedeckt.

In der Gehirnbildung der Amphibien sind die Eigenthümlichkeiten der einzelnen Abtheilungen vorzüglich durch die mehr oder minder deutliche Trennung des Zwischenhirns vom Mittelhirn ausgedrückt. Auch in der Verbindung der Bulbi olfactorii mit dem Vorderhirn ergeben sich Verschiedenheiten. Im Allgemeinen muss der Zusammenhang der genannten Theile als niederer Zustand beurtheilt werden. Im Verhalten des Hinterhirns macht nach Mayer (Analecten I.) Menopoma eine Ausnahme, indem dieser Theil hier einen sehr langen rückwärts umgeschlagenen Lappen vorstellen soll. Es ist die Frage, ob hier nicht die Differenzirung eines Abschnittes des Mittelhirns vorliegt.

Das Verhalten des Hirns zur Schädelhöhle bleibt bei den Amphibien in den ursprünglichen Beziehungen. Bei den Reptilien füllt es gleichfalls den grössten Theil der Schädelhöhle; am vollkommensten aber bei den Vögeln. Die Hemisphären des Vorderhirns der Vögel bieten in einer seitlichen Vertiefung eine Scheidung in einen vorderen schmalen und einen hinteren breiteren Abschnitt. Bei Papageien treten noch andere Unebenheiten der Oberfläche als Andeutungen von Windungen auf. Die Hypophysis bietet bei Allen die bereits bei Fischen erwähnten Beziehungen. Ebenso das als Epiphysis bezeichnete Gebilde, dessen Entstehung mit der Bildung des Gehirnschlitzes in Zusammenhang zu stehen scheint. Die untere Ausbuchtung des Raumes des Zwischenhirnes ins Infundibulum ist sowohl bei Amphibien als Reptilien und Vögeln im Embryonalzustande sehr beträchtlich. Dieser Abschnitt kommt an Ausdehnung den Lobi inferiores der Fische gleich. Später tritt dieses Volumverhältniss zurück, und die Wand des Infundibulum erscheint als eine unpaare Wölbung an der Basis des Hirns. Von Seite der Hirnhüllen ist hervorzuheben, dass mit dem Auftreten des Hirnschlitzes ein Auswachsen der Gefässhaut (Pia mater) in die Binnenräume die sogenannten Plexus chorioidei hervorgehen lässt. Bei den Reptilien bilden diese drei Fortsätze, davon zwei seitliche in die Räume der Hemisphären des Vorderhirns (Seitenventrikel), ein medianer nach hinten in den vom Mittelhirn umschlossenen Binnenraum sich erstreckt (Rathke).

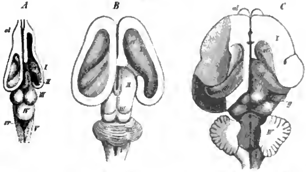
Ueber das Gehirn der Amphibien siehe Treviranus, de Protei anguini encephalo. Gott. 1819. Rathke, A. A. Ph. 1852. S. 334. Reissner, Bau d. centr. Nervensyst. der ungeschw. Batrachier. Dorpat 1864. Bezuglich der Reptilien ist von Wichtigkeit Rathke, Entwickel. der Natter (cit.). Bojanus, Testudinis anatome. Swan, op. cit. Ueber Vögel: A. Meckel, Anatomie des Gehirns der Vögel. Deutsch. Arch f. Physiol. II

§ 213.

Das Gehirn der *Säugethiere* bietet nur in seinen frühesten Zuständen unmittelbare Anknüpfungen an die niederen Formen (vergl. Fig. 236. *A B C*). Es entfernt sich von seinem embryonalen Zustande aus weiter als die Gehirne der Reptilien und Vögel, und bietet zugleich eigenthümliche Differenzirungen dar, welche von jenen des Vogel-, theilweise sogar des Reptiliengehirns bedeutend abweichen. Die umfassendsten Veränderungen zeigt das Vorderhirn, welchem die Bulbi olfactorii an der Unterfläche angelagert sind, und je nach der Ausbildung des vorderen Abschnittes (Vorderlappen) minder oder mehr von diesem bedeckt werden. In der Regel persistirt der ursprüngliche

Hohlraum der Bulbi oder er bleibt mit dem Binnenraume der Hemisphären lange in Communication. Beide Hemisphären des Vorderhirns sind immer durch einen auch vorne tiefgehenden Einschnitt getrennt. Die Verbindung beider Hemisphären geschieht anfänglich durch eine vor dem primitiven Hirnschlitze gelagerte Commissur, die mit jener der niederen Wirbelthiere übereinstimmt, und durch jene Oeffnung gelangt man wie bei den niederen Wirbelthieren in die Räume des Vorderhirns, die Seitenventrikel. Mit der ferneren Ausbildung entfalten sich die hinteren Theile der Hemisphären, und die anfänglich wenig breite Spalte wird in die Breite gezogen, und verschwindet dabei von der Oberfläche, indem die hintere Wand der nach hinten und seitlich

Fig. 242.



ausgedehnten Seitenventrikel sie vollständig deckt. Damit steht eine Differenzirung der primitiven Commissur zu einem complicirteren Commissurensystem in Zusammenhang. Den niedersten Zustand repräsentiren Monotremen und Marsupialia. Die primitive Commissur differenzirt sich in einen unteren und einen oberen Abschnitt; ersterer stellt die Commissura anterior vor, letzterer bildet eine schmale über den Vorderrand des Zwischenhirns sich lagernde Brücke, unter welcher jederseits der Eingang zum nach hinten und unten ausgedehnten Seitenventrikel liegt. Im vorderen Raume der letztern springt eine Ganglienmasse wulstartig vor, das Corpus striatum (Fig. 242. *B. C. st*) und in dem hinteren Raume findet sich ein mit dem oberen Theile des Commissurensystems in Zusammenhang stehender gewulsteter Vorsprung, welcher den Rand der immer mehr auf das Zwischenhirn sich ausdehnenden Spalte von hinten umgrenzt und als Ammonshorn oder Pes Hippocampi major (*C. h*) bezeichnet wird.

Fig. 242. Differenzirung des Vorderhirns. *A* Gehirn einer *Schildkröte*. *B* eines *Rinderfötus*. *C* einer *Katze*. In *A* und *B* ist linkerseits das Dach der Vorderhirnhöhle abgetragen, rechterseits auch noch der Fornix entfernt. In *C* ist rechterseits der ganze seitliche und hintere Abschnitt des Vorderhirns abgetragen, und auch linkerseits soweit, um die Krümmung des Ammonshorns nach abwärts darzustellen. In allen Figuren bezeichnet *I* Vorderhirn, *II* Zwischenhirn, *III* Mittelhirn, *IV* Hinterhirn, *V* Nachhirn. *ol* Bulbus olfactorius (in *A* in Communication mit der Vorderhirnhöhle dargestellt). *st* Corpus striatum. *f* Fornix. *h* Pes Hippocampi major. *s r* Sinus rhomboidalis. *g* Kniehöcker.

In weiterer Veränderung ergibt sich eine Umbildung der oberen Commissur in zwei differente aber zusammenhängende Gebilde. Das eine umzieht mit seinem seitlichen Rande den Eingang in die Seitenventrikel von oben her, um seitlich und abwärts in einen wiederum jene Spalte begrenzenden Streif überzugehen, der dem Ammonshorn sich anlagert und theilweise sich in ihn fortsetzt. Dieses als Fornix (*B. C. f*) bezeichnete Gebilde steht nach oben im Zusammenhang mit einem mächtigen Theile des Commissurensystems, dem Balken. Dieser, anfänglich mit dem Fornix verbunden, hebt sich vorne von ihm ab, in demselben Maasse als der Fornix sich nach hinten entwickelt, und steht daselbst nur durch eine doppelte senkrechte Marklamelle, dem Septum pellucidum, mit ihm in Zusammenhang. Ein Theil des Balkens setzt sich in das Ammonshorn fort. Die Ausdehnung dieser Commissuren nach hinten zu hängt von der Entwickelung der Hemisphären des Vorderhirns ab. Weniger entwickelt sind sie bei Nagethieren, Edentaten, Insectivoren. In dem Grade ihrer Volumsentfaltung nimmt die Commissura anterior an Umfang ab. Bei den Implacentalien noch sehr beträchtlich, wird sie zu einem dünnen Strange, der vor den Säulen des Fornix lagert. Nach Maassgabe ihrer Ausdehnung nach hinten überlagern die Hemisphären des Vorderhirns die folgenden Abschnitte des Gehirns: Zwischenhirn, Mittelhirn, und endlich auch das Hinterhirn, wie bei den Affen und dem Menschen. Diese Ausdehnung der Hemisphären nach hinten lässt in den Hinterlappen des Vorderhirns eine hintere Fortsetzung des Seitenventrikels sich bilden, in welche eine als Pes Hippocampi minor bezeichnete Protuberanz von der medianen Seite her beim Orang wie beim Menschen einragt.

Bezüglich der Oberflächenverhältnisse des Vorderhirns bieten viele Säugethiere durch die glatte Beschaffenheit der Hemisphären einfache, dem embryonalen Verhalten der anderen entsprechende Zustände. Diese niedere, einfachere Form ändert sich bei den meisten durch das Auftreten von bestimmten Windungen auf der Oberfläche in eine complicirtere um. Die Windungen erscheinen in regelmässiger Weise und in symmetrischer Anordnung, um erst bei reicherer Entfaltung eine Assymmetrie einzugehen, wie sie z. B. beim Menschen sich darstellt. Aber selbst da lassen sich die Windungen in Gruppen sondern, deren Grenzen von den erst auftretenden und bei gewissen Säugethieren allein persistirenden Furchen vorgestellt sind.

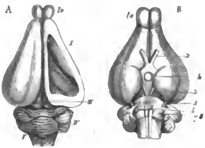
Das Zwischenhirn scheidet sich in zwei unmittelbar hinter den Streifenkörpern der Seitenventrikel des Vorderhirns liegende Massen, die als Thalami optici bezeichnet werden. Sie gehen aus seitlichen Verdickungen der primitiven zweiten Gehirnblase hervor. Die Höhle dieses Abschnitts bildet den zwischen beiden Sehhügeln liegenden dritten Ventrikel, dessen Fortsetzung in das Infundibulum führt.

Das Mittelhirn, welches eine Zeit lang den grössten Abschnitt des Gehirnes bildet (vergl. Fig. 236. *C. c*), lässt seinen primitiven Binnenraum allmählich zurücktreten, so dass er in einen engen Canal verwandelt wird, der den dritten Ventrikel mit dem vierten verbindet (Aquaeductus Sylvii).

Die Oberfläche ist durch eine seichte Längs- und Querfurche in vier Hügel (Fig. 242. *B. C. III*) geschieden, woher dieser Abschnitt als Corpus bigeminum bezeichnet wird. Sehr schwach ist diese Scheidung bei den Monotremen.

Am **Hinterhirn** (Cerebellum) bleibt das mit Fischen und Amphibien übereinstimmende Verhalten (Fig. 236. *C. d*) nur während der Embryonalperiode. Die einfache Lamelle entwickelt sich zu einem ansehnlichen Gebilde, an welchem, wie bei Crocodilen und Vögeln, der mittlere Abschnitt zuerst sich differenzirt, indess die beiden Seitenhälften nachfolgen. Bei den Beutelthieren stellt der mittlere Abschnitt längere Zeit eine dünne Quercommissur vor, indess die seitlichen Theile schon voluminöser gestaltet erscheinen. An beiderlei Theilen entstehen Windungen in Form querer Lamellen, die auf der Seitenhälfte in verschiedene Gruppen sich vertheilen. Der mittlere Abschnitt bleibt überwiegend bei den Monotremen, ansehnlich auch noch bei Beutelthieren, Edentaten, Chiroptern. Erst bei den Carnivoren und Ungulaten treten die Seitentheile (Hemisphären des Cerebellum) voluminöser auf, und bei den meisten Affen wie beim Menschen präponderiren sie derart, dass das mittlere Stück, als Wurm bezeichnet, degegen zurücktritt.

Fig. 243.



Durch die Ausdehnung des Vorderhirns, besonders mit Entwickelung der Hinterlappen werden die übrigen Abschnitte des Gehirns allmählich überdeckt. Nachdem das Zwischenhirn stets überlagert wird, folgen allmählich auch die Vierhügel. Bei manchen Beutelthieren, auch bei Nagern und Insectivoren werden diese nicht vollständig bedeckt (vergl. Fig. 243). Bei den meisten Säugethieren bleibt das Hinterhirn ganz oder doch grossentheils frei, und erst bei Affen tritt auch dieser Abschnitt völlig unter die Hinterlappen der Hemisphären des Vorderhirns, wobei die anthropoiden Affen sich dem Menschen am nächsten stellen. An der unteren hinteren Fläche des Hinterhirns entsteht mit der Ausbildung der Hemisphären des letzteren eine Quercommissur (die Varolsbrücke). Sie ist wenig bei Monotremen und Marsupialien, am meisten bei den höheren Affen und dem Menschen entwickelt. Der vor der Brücke liegende Abschnitt der Hirnbasis stellt den ursprünglichen Boden des Mittel- und Zwischenhirns vor, und wird durch die

Fig. 243. Gehirn des *Kaninchens*. *A* Von oben. *B* Von unten. *lo* Lobi olfactorii. *I* Vorderhirn. *III* Mittelhirn. *IV* Hinterhirn. *V* Nachhirn. *h* Hypophysis. 2 Opticus. 3 Oculomotorius. 5 Trigeminus. 6 Abducens. 7. 8 Facialis und Acusticus In *A* ist das Dach der rechten Hemisphäre abgetragen, so dass man in den Seitenventrikel blickt, und dort vorn den Streifenkörper, dahinter den Fornix mit dem Anfang des Pes Hippocampi major wahrnimmt.

als Hirnschenkel (Crura s. Pedunculi cerebri) bezeichneten Fasermassen gebildet.

Am Nachhirn erscheinen die Faserstränge in ähnlicher Weise wie beim Menschen differenzirt. Wenig deutlich zeigen sich die Oliven, und als eine besondere Bildung treten hinter der Brücke die Corpora trapezoidea auf.

Die Schwierigkeiten für das Verständniss des Gehirnbaues der Säugethiere wurzeln in der geringen Rücksicht, welche man bei der Darstellung des menschlichen Gehirns den genetischen Verhältnissen zu Theil werden lässt. Dies trifft vornehmlich die Auffassung des Vorderhirns, dem man als »Grosshirn« im Gegensatz zum »kleinen Gehirn« (Hinterhirn) völlig selbständige Abschnitte, wie die Seh- und die Vierhügel, zugetheilt hat. Aehnlich verhält sich die wenig naturgemässe Auffassung der Seitenventrikel und ihrer Hörner«. Der als »Unterhorn« bezeichnete Raum ist bis zum Monro'schen Loch der Hauptraum der Hemisphäre. Beiderseitige Räume communiciren in einer queren Spalte nach aussen. Diese Spalte ist der primitive Hirnschlitz, der sich hinten zwischen die Sehhügel (Zwischenhirn) fortsetzt, seitlich um die Sehhügel herumzieht, bei entwickelten Unterlappen bis an die Basis des Gehirns reichend, wo beim Menschen, der mit dem Hakenwulst endende Hippocampus major das Ende der Spalte begrenzt. Durch die Entstehung des Fornix und des Balkens, die nach hinten zu auswachsen, wird die Spalte nicht mehr direct von der Oberfläche her zugängig. Der Weg dahin wird unter dem Balken (Balkenwulst) und Fornix nach vorn führen oder bei entwickelten Hinterlappen zuerst unter diesen hinweg. Das Unterhorn ist also in seiner ganzen Länge offen, und muss daher in anderem Werthe stehen als die blindgeendigte vordere und hintere Ausbuchtung des Seitenventrikels, die das Vorder- und Hinterhorn vorstellen. Denkt man sich die Wand des Unterhorns sammt dem dahinter liegenden Theile des Vorderhirns nach vorne und oben zusammengezogen, wobei Fornix und Balken sich verkürzen, so werden letztere schliesslich wieder als die primitive Commissur erscheinen, und die seitlich um das ganze Zwischenhirn ausgezogene Spalte wird auf die Oeffnung reducirt, als welche sie bei Selachiern und Amphibien persistirt, und bei Säugethieren in einem sehr frühen Entwickelungsstadium auftritt. Den ganzen, diese und andere Complicationen bedingenden Vorgang kann man somit als ein Auswachsen der Hemisphären des Vorderhirns um die Sehhügel bezeichnen. Dieser Vorgang bedingt wieder die Entwickelung des Unterlappens des Gehirns und die Scheidung desselben vom Vorderlappen durch die Sylvische Grube, die das Product dieser Differenzirung ist. Sie ist bei Beutelthieren nur schwach angedeutet. Der zweite, theilweise mit dem ersten sich combinirende Vorgang der Differenzirung beruht in der Bildung der Hinterlappen. Ueber deren Beziehungen bei Affen vergl. FLOWER, Philos. Transact. 1862. S. 185. Das Hinterhorn der Seitenventrikel beschränkt sich nicht blos auf die Affen und den Menschen, indem Andeutungen davon auch in anderen Abtheilungen vorkommen. Die Räume der Seitenventrikel sind relativ weit bei Beutelthieren, Edentaten, Nagern. Bei einer Zunahme des Volums des Vorderhirns werden sie relativ kleiner. Diesem Verhalten entspricht das Volum der Streifenkörper und des Ammonshorns, welche Theile ebenfalls an Grösse reducirt werden.

Die Oberfläche der Hemisphären erscheint glatt bei Ornithorhynchus, ebenso bei carnivoren und insectivoren Beutelthieren und Edentaten. Spuren von Windungen besitzen: Echidna, die meisten Nager, Insectivoren, Chiropteren, manche Prosimiae und die Arctopitheci. Bedeutender treten sie bei Carnivoren hervor, dann bei den Cetaceen und Ungulaten. Bei den meisten Affen erscheinen sie einfacher, und nur bei den höheren Affen nähern sie sich jenen des menschlichen Gehirns und sind von ihnen weniger verschieden als von denen der niedern Affen. Sehr bedeutend sind sie bei Delphinen, auch bei Elephas. Die Anordnung der Hirnwindungen ist zu einem wichtigen Theile des Hirnstudiums geworden, seit man die Gesetzmässigkeit der Vertheilung

derselben zu erkennen begonnen hat: Vergl. Huschke, Schädel, Hirn und Seele. Jena 1854. Gratiolet, Sur les plis cerebraux de l'homme et des primates. Paris 1854. R. Wagner, Vorstudien zu einer wiss. Morpholog. d. Gehirns. Gött. 1860—62. Paasch, de sulcis et gyris in cerebr. simiarum et hom. Kiliae 1866.

Das Commissurensystem des Balkens und Fornix ist bei Nagern und Edentaten, auch Chiropteren und Insectivoren nur schwach entwickelt. Relativ bedeutend ist der Fornix. Dessen vordere Schenkel (Columnae) steigen von der Hirnbasis an aufwärts. Sie beginnen an einem hinter dem Tuber cinereum gelegenen Höcker, der sich bei Carnivoren in zwei seitliche Hälften spaltet und bei Affen wie beim Menschen die völlig getrennten Corpora mamillaria hervorgehen lässt. Vor den vorderen Fornix-Schenkeln lagert die vordere Commissur, deren Mächtigkeit in umgekehrtem Verhältnisse zur Entfaltung des Balkens steht.

Am Zwischenhirn besteht bei allen Säugethieren eine Commiss. mollis. Die Epiphysis cerebri, welche bereits bei Fischen an der hinteren Begrenzung des Hirnschlitzes auftrat, ist hier bei der Ausdehnung des letzteren zwischen die Sehhügel bis vor die Vierhügel nach hinten gerückt. Ihre Stiele und die in diese übergehenden Markstreifen an der Kante der Sehhügel bezeichnen den Weg, den sie von den Fischen und Amphibien an zurückgelegt hat. Die dem Infundibulum ansitzende Hypophysis ist meist umfänglicher als beim Menschen.

Das Hinterhirn zeigt eine grosse Mannichfaltigkeit in der Anordnung seiner Windungen, die besonders bei Ungulaten sehr assymmetrisch sind.

Die Hirnhäute sind bei der vollständigen Füllung der Schädelhöhle mit dem Gehirne letzterem dicht angelagert. Die Dura mater entsendet eine zwischen die Hemisphären des Vorderhirns einragende longitudinale Lamelle (Falx cerebri) und eine zweite mit dem Hinterende der ersteren verbundene Querlamelle, welche als Tentorium cerebelli zwischen Vorder- und Hinterhirn sich einschiebt. Die Volumsentfaltung dieser Hirntheile bedingt eine verschieden bedeutende Ausdehnung jener Fortsätze der Dura mater, deren periostale Bedeutung sich in der Verknöcherung des Tentoriums ausspricht, die bei Carnivoren besteht, auch bei Delphinen vorkommt.

Ueber das Hirn der Säugethiere siehe ausser den in Monographien von einzelnen Abtheilungen und Arten gegebenen Beschreibungen: G. R. Treviranus in Zeitschr. für Physiol. III. F. 45. Owen, On the brain of Marsupialia. Phil. Trans. 1837. I. Tiedemann in Zeitschr. f. Phys. II. S. 251. Stannius, Denkschr. d. Hamb. natur. Vereins. 1845. Leuret et Gratiolet, Anatomie comparee du Système nerveux. Paris 1839—57.

Ueber das Hirn der Affen siehe Tiedemann, Icones cerebri simiarum et quorund. mam. rarior. Heidelb. 1821. Daselbst auch Maasstabellen. Bezüglich der Verwandtschaft mit dem menschlichen Gehirne siehe Huxley, Evidence as to mans place in nature. S. 96. u. 113, sowie die dort citirten Schriften von Rolleston, Marshall, Flower u. Turner.

Rückenmark.

§ 214.

Das aus der Medulla oblongata continuirlich sich fortsetzende Rückenmark steht bezüglich seiner Grösse im umgekehrten Verhältnisse zur Ausbildung des Gehirns, so dass es bei den niederen Classen das letztere oft beträchtlich in seiner Masse überwiegt. Durch Entwickelung der seitlichen Hälften der Wand des primitiven Rohrs entsteht jene Volumsentfaltung, welche bei dem medianen Aneinanderschliessen beider Hälften eine vordere Längsspalte

hervorgehen lässt. Bei bedeutenderer Entwickelung der hinteren Seitentheile rückt die Lage des Centralcanals nach vorne zu.

Die centralen Apparate des Rückenmarks nehmen die inneren Theile ein, sie bilden eine graue Markmasse (Ganglienzellen), welch seitliche sowohl nach hinten als nach vorne gehende Fortsätze (Hörner) aussendet. Von den beiden hinteren nehmen die sensiblen, von den beiden vorderen stärkeren Hörnern die motorischen Fasern der Nerven des Rückenmarks ihren Ursprung.

Bei den *Fischen* erstreckt sich das Rückenmark ziemlich gleichmässig durch den Rückgratcanal, flach, beinahe bandartig (Cyclostomen, Chimären oder mehr cylindrisch geformt, nach hinten sich mählig verjüngend. Den Ursprüngen der Nerven entsprechen häufig besondere Anschwellungen, die namentlich bei mehreren Arten von Trigla (vergl. Fig. 244. *B*) auffallend entwickelt sind, und die in ganz geringer Zahl das ausnehmend kurze Rückenmark von Orthagoriscus u. a. zusammensetzen (*A*).

Fig. 244.



Wie die vom Rückenmarke entspringenden Nervenmassen dessen Volumsverhältnisse influenziren, zeigt sich in den vier höheren Wirbelthierclassen, bei denen die bedeutende Entwickelung der Extremitäten und die dahin gelangenden mächtigen Nervenstränge mit einer an einzelnen Abschnitten sich äussernden voluminösen Bildung des Rückenmarks in Zusammenhang steht. Dadurch kommen zwei Anschwellungen zu Stande, eine Nacken- oder Brust- und eine Lendenanschwellung, die in einzelnen Fällen, z. B. bei *Schildkröten*, sehr beträchtlich sind. Durch Offenbleiben der Medullarrinne bildet sich an der Lendenanschwellung eine rautenförmige Vertiefung (Sinus rhomboidalis (Fig. 235. *a'*), die bei den Vögeln fortbesteht, bei Reptilien und Säugethieren allmählich sich schliesst.

In der Regel erstreckt sich das Rückenmark durch den ganzen Rückgratcanal, doch zieht es sich bei Amphibien (Frosch), Vögeln, am auffallendsten aber bei einigen Säugethieren (Insectivoren, Chiroptern) durch die Ungleichmässigkeit der Entwickelung der umschliessenden und umschlossenen Theile mehr nach vorn, so dass die von ihm abgehenden Nerven für die hinteren Körperpartien eine Strecke weit im Rückgratcanal verlaufen, ehe sie ihre Austrittsstelle erreichen. Die dadurch entstehende, als Cauda equina bezeichnete Bildung schliesst sich an die gleiche des Menschen an.

Die **Rückenmarkshüllen** stellen sich als Fortsetzungen jener des Gehirns dar und bieten einen damit übereinstimmenden Bau. Als lockere Bindegewebslage erscheint die Arachnoidea, die bei den Fischen im Verhältniss zu ihrer Beschaffenheit in der Schädelhöhle am meisten modificirt ist.

Ueber speciellere Verhältnisse des Rückenmarks geben die zahlreichen, den mikroskopischen Bau dieser Theile behandelnden Schriften Aufschluss.

Fig. 244. *A* Gehirn und Rückenmark von *Orthagoriscus mola* (nach Arsaky). *B* Gehirn und Anfang des Rückenmarks von *Trigla adriatica*. (Nach Tiedemann.)

Peripherisches Nervensystem.

§ 215.

Die im Körper der Wirbelthiere verlaufenden Nervenbahnen gehen aus den als Gehirn und Rückenmark geschilderten Centralorganen hervor, und wo diese peripherischen Nerven von besonderen, vom Gehirn und Rückenmark abgelösten Centren zu entspringen scheinen, besteht nicht minder mit ersteren ein continuirlicher Zusammenhang. Er kommt durch die Verbindung jener abgelösten Centren oder Ganglien mit dem Gehirne oder Rückenmark zu Stande. Dieser Abschnitt des peripherischen Nervensystems spielt durch seine Verbreitung an dem Ernährungsapparat eine wichtige Rolle, man bezeichnet ihn als Gangliennervensystem oder sympathisches Nervensystem im Gegensatze zu jenen peripherischen Theilen, welche unmittelbarere Beziehungen zu Gehirn oder Rückenmark besitzen.

Die nur durch ganz allmählich sich äussernde Modificationen alterirte Gleichartigkeit des Rückenmarks in seiner ganzen Länge ist von einem für die dort entspringenden Nerven gerade die wesentlichsten Verhältnisse betreffenden hohen Grad der Uebereinstimmung begleitet. Am Gehirn dagegen wird die Gleichartigkeit nicht blos durch die Differenzirung des Organs selbst, sondern auch durch die Complication der dem Schädel verbundenen Theile aufgehoben, und ebenso durch das Auftreten specifischer Sinnesorgane modificirt. Somit wiederholt sich am peripherischen Nervensystem, was bereits vom centralen gesagt ward, und auch für die dieses umschliessenden Organe Rückgrat und Schädel galt.

Hiernach können Rückenmarksnerven und Hirnnerven von einander geschieden werden. „Wie bei den *Leptocardiern* das gesammte Medullarrohr gleichartig sich verhält, so ist auch an den von ihm ausgehenden Nerven jene Sonderung noch nicht zu erkennen, und nur ein vorderer stäkerer Stamm ist durch seinen Verlauf nach vorne wie durch reichere Verästelung am vorderen Körperende ausgezeichnet. Er ist wohl einem der Hirnnerven der höheren Wirbelthiere vergleichbar, doch muss hiebei beachtet werden, dass in der Gesammtorganisation des Amphioxus den Cranioten gegenüber der Zustand der Indifferenz gegeben ist. Die übrigen Nerven des Medullarrohrs (jene für Nase und Auge ausgenommen) bieten das Verhalten von Rückenmarksnerven dar.

Rückenmarksnerven.

§ 216.

Die Gliederung des Wirbelthierkörpers, wie sie zuerst in der Bildung von Urwirbeln auftritt und auch bei weiterer Differenzirung noch in der Wirbelsäule und ihren Anhängen sich ausspricht, äussert sich nicht minder in dem Verhalten der Rückenmarksnerven und ihrer Vertheilung. Je einem Wirbelabschnitte entspricht ein Nervenpaar. Jeder dieser Nerven kommt durch die Vereinigung von zwei, von den Seitenhälften des Rückenmarks

austretenden Nervenwurzeln zu Stande, wovon die aus den Hinterhörnern stammende sensibler, die aus den vorderen Hörnern motorischer Natur ist (BELL). Die sensible Wurzel bildet vor ihrer Vereinigung mit der vorderen ein Ganglion (Fig. 246. *c*), und die daraus hervortretenden Fasern vermischen sich mit den motorischen, um den Stamm eines Spinalnerven herzustellen. Eine Vermehrung der Wurzeln ändert nichts an der Gesetzmässigkeit dieser Erscheinung. In der Regel verlassen die Nerven den Rückgratcanal zwischen zwei Bogen. Ausserhalb des Rückgratcanales treten die einzelnen Spinalnerven jeder Seite früher oder später mit einander in Verbindung; Ein Nerv tauscht mit dem vorhergehenden wie mit dem nachfolgenden Fasern aus.

Jeder Spinalnerv theilt sich in zwei Hauptäste, deren einer nach oben tritt (Ramus dorsalis), Muskulatur und Haut des Rückens versorgend, ein anderer (Ramus ventralis) sich an die Seitentheile und die Bauchwand des Körpers begibt.

Bei den Fischen treffen die Spinalnerven immer auf ein Ligamentum intermusculare. Am einfachsten ist ihr Verhalten bei Amphioxus, wo die Verbreitungsbezirke der Nerven schärfer von einander abgegrenzt bleiben.

Die Stärke der Nerven entspricht der Ausbildung der von ihnen versorgten Theile; mit der Abnahme des Umfanges des Rumpfes nach hinten zu werden sie kleiner. Mit dem Auftreten von Extremitäten erlangen die Rami ventrales der betreffenden Abschnitte eine besondere Stärke, und dann bildet eine Anzahl Rami ventrales vorderer Spinalnerven (Cervicalnerven) ein Geflecht (Plexus brachialis), aus welchem die Nerven der vorderen Extremität sich ablösen, sowie aus einigen weiter nach hinten vor dem Becken oder im Becken entspringenden Plexus (z. B. Plexus lumbalis, Plexus ischiadicus, Plexus sacralis) die Nerven der hinteren Extremität hervorgehen. Diese Geflechtbildungen sind einfach auf die typische Verbindung mehrerer Spinalnerven unter sich zurückzuführen. Die Zahl der zu jenen Geflechten verwendeten Spinalnerven ist verschieden, doch zeigt sich im Allgemeinen bis zu den Säugethieren eine nicht unbeträchtliche Zunahme.

Die Austrittsstelle der Rückenmarksnerven aus dem Rückgratcanal ist nicht immer intervertebral. Häufig treten sie durch die solideren Theile der Wirbelbogen. Bei Selachiern verlassen die Wurzeln den Rückgratcanal gesondert, die vordere Wurzel durch ein knorpeliges Bogenstück, die hintere durch ein Intercruralstück.

Bei den Säugethieren findet sich ein Durchtritt der Spinalnerven durch den Wirbelbogen bei einer Anzahl von Rückenwirbeln der Wiederkäuer und Einhufer u. a. — Mit dem Austritte erhalten die Nerven eine Umhüllung von Seiten der häutigen Hüllen des Rückenmarks (und resp. Gehirns). Diese bilden bei vielen Fröschen dicht an der Austrittsstelle kleine mit Krystallen kohlensauren Kalkes gefüllte Säckchen (vergl. Fig. 246. *d*), die durch ihre weisse Farbe leicht in die Augen fallen.

Die für die Gliedmaassen bestimmten Nerven bilden erst von den Amphibien an bedeutende Stämme und setzen Geflechte zusammen. Zwei Nerven bilden den Plexus brachialis der Amphibien (bei Fröschen der 2. und 3. Spinalnerv). Bei den Reptilien wird der Plexus brachialis aus dem 6—9. Cervicalnerven zusammengesetzt. Die Vögel zeigen ihn aus dem letzten Cervical- und ersten Thoracalnerv oder aus dem 11. u. 12. Cervical- oder 1. und 2. Thoracalnerv gebildet. Bei den Säugethieren betheiligen sich wie beim Menschen die vier letzten Cervicalnerven und der erste Thoracalnerv. Bei den

Amphibien kommt durch die Vereinigung der genannten beiden Nerven ein Nervus brachialis zu Stande, der sich in einen radialen und ulnaren Ast theilt. Den Reptilien und Vögeln kommt ein Nervus medianus als Hauptstamm zu. Die drei genannten bilden auch für die Säugethiere die wichtigsten aus dem Plexus hervorgehenden Nerven.

Die für die Hinterextremitäten bestimmten Nerven gehen bei den Amphibien aus einem zusammenhangenden Geflechte hervor. Ein daraus entstehender vorderer Nerv bildet den Nervus cruralis, ein um vieles stärkerer, weiter nach hinten aus fast allen vier in den Plexus eingehenden Ramis sich zusammensetzender Nerv stellt den Ischiadicus vor. Dieser bildet auch bei den höheren Wirbelthieren den Hauptnerv der Extremität.

Gesonderter erscheinen Plexus cruralis und Plexus ischiadicus bei den Reptilien und Vögeln. Bei letzteren gehen 7 Nerven in diese beiden Geflechte ein. Bei den Säugethieren endlich bestehen im Wesentlichen die vom Menschen bekannten Einrichtungen.

Hirnnerven.

§ 217.

Die vom Gehirne entspringenden Nerven zerfallen in zwei Abtheilungen, in die Nerven der höheren Sinnesorgane (Nase, Auge, Ohr) und in die übrigen, die mit Spinalnerven mehr oder minder Uebereinstimmung zeigen, oder als Theile von solchen zu betrachten sind. In den unteren Abtheilungen findet sich von den letzteren anscheinend eine geringe Zahl, man könnte daher dieses für das ursprüngliche Verhalten annehmen, und die Vermehrung der selbständig aus dem Gehirne kommenden Nerven bei den höheren Abtheilungen als eine Differenzirung gelten lassen. Diese Auffassung schliesst nicht aus, dass in die Zusammensetzung einzelner jener Hirnnerven mehrere ursprünglich getrennte, nach dem Typus der Spinalnerven gebaute Nerven eingingen, dass also ein Theil der Nerven, welche wir als einzelne aufzufassen pflegen, aus Complexen hervorging, und der scheinbar einfachere Zustand auf Verschmelzungen beruht, aus welchen eine secundäre Sonderung sich entwickelt. Bei vollständiger Trennung sind 12 Paare unterscheidbar.

Was zuerst die höheren Sinnesnerven betrifft, so ist an diese ausser ihren functionellen Eigenschaften manches morphologisch Eigenthümliche geknüpft.

Das erste Paar bildet der Olfactorius, der aus einem Complexe von Nervenfädchen gebildet wird, die aus dem vorderen Ende des beim Gehirn behandelten Bulbus olfactorius entspringen, und in der Riechschleimhaut ihre Verbreitung nehmen. Je nach der Lagerung des Bulbus in grösserer oder geringerer Nähe der letzteren setzen diese Nerven jederseits einen Stamm zusammen (wie bei vielen Fischen, auch bei Amphibien, Reptilien und Vögeln, unter den Säugethieren bei den Monotremen), oder sie verlassen einzeln die Schädelhöhle, die Lamina cribrosa durchbohrend (Säugethiere).

Der aus dem Zwischen- und Mittelhirn stammende Nervus opticus bildet sich mit einem Theile des Auges aus einer vom primitiven Vorderhirn aus entstehenden Blase (der Augenblase), deren Stiel er vorstellt. Nach Differenzirung der Vorderhirnblase ist er mit dem Zwischen- und Mittelhirn in Zusammenhang. Er zeigt in seinem Verlaufe einige bemerkenswerthe

Eigenthümlichkeiten, unter denen die »Kreuzung« (Chiasma) des Tractus nervi optici obenansteht. Während bei den Cyclostomen der Opticus jeder Seite zu dem betreffenden Auge verläuft, und nur nahe an seinem Ursprunge eine Commissur zu dem der andern Seite besitzt, ist bei den übrigen Wirbelthieren ein Austausch zwischen den Fasern beider Sehnerven zur Regel geworden, und es gelangt bald ein Theil, bald alle Fasern eines Sehnerven zu dem Auge der anderen Seite. Dieses Verhältniss ergibt sich als eine Sonderung aus dem Gehirne, dem der Tractus nervi optici sammt dem Chiasma ursprünglich angehört. Die Kreuzung ist daher als eine ursprünglich centrale anzusehen, die mit der Differenzirung des Tractus den Anschein eines peripherischen Verhaltens gewinnt. Eine vollständige Durchkreuzung neben der Commissur trifft sich bei den Knochenfischen: Der Opticus des rechten Auges tritt zum linken, der des linken zum rechten, indem der eine über oder unter dem andern hinwegläuft. Seltener tritt der eine Opticus durch eine Spalte des andern hindurch (z. B. bei Clupea). Bei Selachiern und Ganoiden scheint eine theilweise Kreuzung vorzukommen, und so verhalten sich auch im Allgemeinen Reptilien, Vögel und Säugethiere.

Bezüglich des Hörnerven ist die enge Verbindung mit einem anderen, und zwar motorischen Nerven (dem Facialis) von Wichtigkeit, indem daraus dessen ursprüngliche Beziehung als einer sensiblen Wurzel erschlossen werden kann (S. unten beim Trigeminus und Facialis).

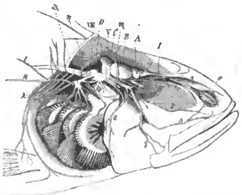
Von den nach dem Typus der Spinalnerven sich verhaltenden Nerven sind zwei Gruppen aufzustellen, die man als Trigeminus-Gruppe und Vagus-Gruppe unterscheiden kann. Sie nehmen ihren Ursprung von dem Nachhirn (Medulla oblongata) oder sind doch dahin verfolgbar. Jede von beiden umschliesst eine grössere Anzahl von Nerven aus mehrfachen Wurzeln sich zusammensetzend, und allmählich in einzelne Partien, die den Charakter selbständiger Nerven erhalten, sich auflösend.

Die Trigeminus-Gruppe versorgt den grössten Theil des Kopfes, die Orbitae, und den Eingang zum Nahrungscanal mit sensibeln und motorischen Aesten. Einige dieser Gruppe zuzurechnenden Nerven sind uns meist in discretem Zustande bekannt: die Augenmuskelnerven. Bei Lepidosiren scheint das primitive Verhalten fortzubestehen, indem die Augenmuskeln vom Stamme des Trigeminus mit Zweigen versorgt werden. Theilweise ist auch bei den Cyclostomen ein gleiches Verhalten bemerkbar. Ein Ast des Trigeminus gibt Fäden an drei Augenmuskeln ab, dagegen werden die anderen von besonderen, aber gemeinsam in die Orbita tretenden Nerven versorgt, die man als Oculomotorius (Fig. 245. *III*) und Trochlearis (*IV*) unterscheiden muss. Bei den übrigen Fischen bleiben diese gesondert, und es tritt noch der Nerv für den M. rectus externus oculi als Abducens hinzu. Einzelne dieser Nerven entbehren auch noch bei den Amphibien der Sonderung aus der Trigeminusbahn. Das betrifft meist den Abducens, der, wie auch zuweilen ein Theil des Oculomotorius, in der Trigeminusbahn verläuft. Bei Reptilien und Vögeln wie auch bei den Säugethieren treten diese Nerven immer gesondert aus dem Gehirn und verlaufen ebenso gesondert zu ihren Endigungsstellen. Ein anderer Theil der Trige-

minusgruppe umfasst die Hauptmasse, welche bei den Selachiern, Ganoiden und Teleostiern aus vier (selten aus drei oder fünf) Wurzeln zusammengesetzt wird. Diese bilden bei den Fischen ein ganglioses Geflechte. Den vorderen Abschnitt bildet der eigentliche Trigeminus, der immer von bedeutender Stärke erscheint. Er sendet einen Ast (Fig. 245. α) in die Orbita (Ramus ophthalmicus), der auch die Ethmoidalregion versorgt und nur sensible Elemente führt.

Ein zweiter Ast, am Boden der Orbita verlaufend, bildet den Ramus maxillaris superior (β) der am Oberkieferapparate zur Verbreitung gelangt. Sehr entwickelt ist bei Fischen ein von diesem Aste sich ablösender Ramus buccalis. Einen dritten Ast stellt der Ramus maxillaris inferior vor, bei den Teleostiern der stärkste (γ). Er verzweigt sich theils an Muskeln des Kieferapparates, theils an das Integument und an Schleimhautpartien. Diese drei Aeste bieten von den Amphibien an ein constanteres Verhalten. Die in sie eingehenden Nervenwurzeln ordnen sich in zwei Partien, von denen die grössere sensible ein Ganglion (G. semilunare) bildet, an welchem die kleine motorische Portion vorüber geht, um sich erst mit dem dritten Aste zu verbinden. Die Verbreitungsbezirke der einzelnen Aeste sind zwar im Ganzen dieselben wie bei den Fischen und Amphibien, allein es bestehen im Einzelnen manche Verschiedenheiten, die von der verschiedenen Structur des Kieferapparates abhängig sind. Sehr bedeutend ist

Fig. 245.



der zweite Ast als Infraorbitalnerv der Säugethiere entwickelt. Ein besonderer, von den erwähnten drei Aesten des Trigeminus unabhängiger Ast wird vom Ramus palatinus gebildet, der sich zum Gaumen begibt. Er ist nur bei Fischen und Amphibien in dieser Entwickelung als Theil des Trigeminus beobachtet und hat auch bei diesen engere Beziehungen zu dem den Facialis vorstellenden Theile. Von den Reptilien an wird er ein Ast des Facialis, der

Fig. 245. Gehirn und Hirnnerven des *Flussbarsches*. *A* Vorderhirn. *B* Zwischenhirn. *C* Mittelhirn. *D* Hinterhirn mit Nachhirn. *I* Olfactorius zur Nasengrube *a* verlaufend. *II* Opticus (durchschnitten). *III* Oculomotorius. *IV* Trochlearis. *V* Trigeminus. *VII* Acusticus. *VIII* Vagus. *k* Ramus lateralis nervi vagi. *l* Oberer Zweig desselben. *m* Ramus dorsalis nervi trigemini *n* Ramus dorsalis nervi vagi, sich mit dem vorhergehenden verbindend. *α* Ramus ophthalmicus N. trig. *β* Ramus maxillaris superior. *γ* Ramus maxillaris inferior. *δ ε* Nervus facialis. *ϑ* Ramus branchiointestinalis nervi vagi. *λ* Rami branchiales. (Nach Cuvier.)

mit Zweigen des zweiten Trigeminusastes Verbindungen eingeht. Ebenso auf diese Abtheilung beschränkt sind die dorsalen Verbreitungen des Trigeminus. Sie entstehen aus verschiedenen Wurzeln des Trigeminus und steigen bald nur in die Schädelhöhle empor, bald verlassen sie dieselbe am Occipitalsegmente (Fig. 245. *m*). Von da nimmt der als Ramus lateralis bezeichnete Nerv nach Aufnahme eines Zweiges vom Vagus (Fig. 245. *η*) bei vielen Teleostiern einen weiteren Verlauf längs der Kante des Rückens, und verbindet sich mit Zweigen der dorsalen Spinalnervenäste, die senkrechten Flossen des Rückens versorgend. In anderen Fällen sondert er ausser diesem oberen Aste noch einen oberflächlich an der Seite des Körpers absteigenden Ast ab, der sich theils an Brust- und Bauchflossen verbreitet, theils längs der Afterflosse sich erstreckt, um sich hier ähnlich wie der dorsale zu verhalten.

Dem hinteren Abschnitte der Trigeminus-Gruppe gehört der Nervus facialis an. Er kommt dicht neben dem Acusticus aus dem Gehirn, und bildet die motorische Wurzel (Portio dura) eines nach dem Typus der Spinalnerven gebauten Nerven, dessen sensible Wurzel (Portio mollis) eben der Acusticus ist. Bei den Cyclostomen ist er wie bei den Teleostiern gesondert und mit einem eigenen Ganglion versehen. Er nimmt bei letzteren vom Trigeminus einen Zweig auf, mit dem er den Ramus opercularis bildet. Ein zweiter Ast (Ramus hyo-mandibularis) bildet die Fortsetzung des Stammes hinter dem Os hyo-mandibulare verlaufend, dasselbe durchsetzend, und in einen Zweig für den Unterkiefer (Ramus mandibularis) und einen für das Zungenbein sich theilend. Ersterer geht Verbindungen mit dem Ramus maxillaris inferior des Trigeminus ein. Diese Aeste versorgen vorzüglich die Muskulatur der genannten Theile, enden aber auch theilweise im Integumente. Auch mit dem Ramus palatinus bildet der Facialis Verbindungen, so zwar, dass ersterer zum grossen Theile vom Facialis gebildet sein kann.

Unter den *Amphibien* besteht noch jene nahe Beziehung des Facialis zum Trigeminus bei den Anuren, indess er bei den Urodelen selbständiger auftritt, und nur von seiner Wurzel aus ein Fädchen zum Trigeminus sendet. Auch die Austrittsstelle aus dem Schädel ist daher eine besondere geworden. Bei den Anuren in der Bahn des Trigeminus verlaufende Zweige sind bei Urodelen Aeste des gesonderten Facialis-Stammes. Zu diesen gehört der Ramus palatinus, ferner ein Ramus jugularis, und auch wieder jene Verbindung mit dem Maxillaris inferior nervi trigemini. Ein Ohrzweig versorgt die Haut vor dem Tympanum. Auch zu Muskeln des Zungenbeins treten Zweige. Im Ganzen ist der Facialis auch noch bei den *Reptilien* und *Vögeln* unansehnlich. Erst bei den *Säugethieren* erlangt er mit der Entwickelung der Gesichtsmuskulatur eine bedeutendere Dicke. Mit dem Acusticus in das Petrosum tretend, verlässt er dasselbe durch den Fallopischen Canal, aus dem er die bereits oben erwähnte Verbindung zum Ramus lingualis des Maxillaris inferior nervi trigemini entsendet: die Chorda tympani. Ausserdem versorgt er Muskeln des Unterkiefers (Digastricus) und Zungenbeins (Stylohyoideus).

Von den drei höheren Sinnesnerven ist jeder in ganz eigenthümlichen mit denen der anderen nicht vergleichbaren Verhältnissen.

Die Hauptverschiedenheiten in dem Verhalten des N. opticus werden aus der oben gegebenen Erklärung verständlich. Der Zustand bei den Cyclostomen entspricht dem embryonalen Verhalten der übrigen Vertebraten. Eigenthümlich ist bei vielen Teleostiern die Zusammensetzung des Sehnerven aus einer fächerartig gefalteten Lamelle, die ausgebreitet werden kann (Clupeiden, Scomberoiden, Pleuronectiden). Eine ähnliche blättrige Structur bietet sich bei den Vögeln dar, wo aber die Lamellen des einen Opticus zwischen jenen des andern hindurchtreten.

Das Verhalten der oben in die Trigeminus- und Vagusgruppe zusammengefassten Nerven gibt den Schein einer von den niederen zu den höheren Abtheilungen der Wirbelthiere stattfindenden Differenzirung, und man kann zur Annahme versucht sein, dass der primitive Zustand für jede dieser Gruppen nur je einen Nerven bietet, der nach dem Typus der Spinalnerven sich verhielte. Es würden also allmählich Ablösungen von jedem dieser Stämme stattfinden, und die abgelösten Theile würden nach und nach den Charakter selbständiger Nerven empfangen.

Hiegegen spricht die Zusammensetzung der fraglichen Nerven aus mehrfachen Wurzeln, noch mehr die Beziehung der Nerven zum Visceralskelet inclusive des Kiefergerüstes. Bei den Leptocardiern erhält jeder Bogen des Kiemenkorbes einen besondern Nerv. Es kann somit auch an eine Verschmelzung früher discreter Nerven gedacht werden doch fehlen hierüber gänzlich sichere Anhaltepuncte, und es liegt die Frage zu jener nach der Zusammensetzung des Schädels aus einzelnen Wirbeln parallel, wie ich denn auch die Beantwortung, soweit eine solche für jetzt möglich ist, in der gleichen Weise zu halten versucht habe.

Bezüglich der Trigeminusgruppe ist nicht schwierig zu verstehen, dass die Augenmuskelnerven die motorischen Wurzeln der beiden vordern Aeste des Trigeminus umfassen. Dadurch stellt sich der Trigeminus vollständig in die Reihe der Spinalnerven, und es kann nur noch gefragt werden, ob er nicht aus drei Spinalnerven entstanden gedacht werden muss. Er versorgt drei primitive Visceralbogen (Kieferbogen) wenn man die in den Labialknorpeln der Selachier vorliegenden Bogenrudimente, wie billig mit einrechnet. Auch die Verbindung mit drei sympathischen Ganglien deutet auf jenes Verhalten, und somit scheinen die Vorbedingungen erfüllt, jene Hypothese als eine begründete gelten zu lassen. Von den Augenmuskelnerven soll der Abducens bei Anuren ins Ganglion nervi trigemini eingehen, nur bei Bufo daran vorüberlaufen (Fischer). Diese Verbindung tritt erst nach der Larvenperiode ein. Im ersten Falle sendet der R. ophthalmicus Zweige an den M. rectus oculi externus, sowie an den Retractor bulbi und die Muskeln des unteren Augenlids.

Für den Trigeminus bestehen bedeutende Verschiedenheiten in Beziehung auf den R. lateralis. Dieser fehlt den Selachiern und Ganoiden wie auch vielen Physostomen. Bei Cyprinoiden denen er gleichfalls fehlt, findet sich ein eigenthümlicher N. recurrens der aus dem Trigeminus-Geflechte in die Schädelhöhle gelangt, und dort, mit dem der anderen Seite sich mehrfach verbindend, nach hinten verläuft, um theils in den R. lateralis nervi vagi, theils in den ersten Spinalnerven einzutreten (Stannius).

Einen zweiten den Spinalnerventypus zeigenden Nerv bildet der Acustico-facialis. Die sensible Wurzel (der Acusticus) hat sich vollständig in einen Sinnesapparat ausgebildet. Ihre ganglionäre Partie ist in die Theile dieses Apparates übergegangen. Es ist aber zweifelhaft, ob die Aehnlichkeit mit einem Spinalnerven hier eine primitive ist, ob sie nicht vielmehr als eine secundäre, allmählich erworbene betrachtet werden muss, da für den Facialis kein gesonderter Bogen des Visceralskelets als ursprüngliches Verbreitungsgebiet nachgewiesen werden kann.

§ 218.

Die Vagus-Gruppe wird durch Nerven gebildet, welche in ähnlicher Verbindung unter einander stehen, wie jene der Trigeminusgruppe, und ebenso einander vertreten können. Der als Vagus bezeichnete Nerv entspringt bei *Fischen* meist mit zwei Portionen, welche gemeinsam die Schädelhöhle verlassen und dann unter Ganglienbildung einen Faseraustausch eingehen. Die eine Portion wird zum Ramus lateralis. Dieser begibt sich zur Seitenlinie, um längs derselben sich zu verzweigen. Er nimmt seinen Weg zwischen den dorsalen und ventralen Seitenrumpfmuskeln, nachdem er bei vielen Teleostiern einen dorsalen Ast abgegeben hat, der theils zur Innenfläche des Operculum, theils am oberen Theile des Schultergürtels sich verzweigt. Von einer der beiden Portionen des Vagus kann auch schon innerhalb der Schädelhöhle ein dorsaler Zweig (Fig. 245. *n*) abtreten, der sich mit dem Ramus lateralis nervi trigemini verbindet. Der Seitenast des Vagus besteht auch bei den *Amphibien*, und zwar bei allen Perennibranchiaten, dagegen bei den Salamandrinen und Anuren nur während des Larvenzustandes. Nach der Metamorphose werden diese Stämmchen auf einen in der Haut des Nackens oder der Schulter sich verbreitenden Zweig reducirt (Ramis auricularis nervi vagi), der auch bei den höheren Wirbelthieren als unansehnliches Fädchen sich erhält.

Die grössere Portion des Vagus bildet den Ramus branchio-intestinalis (Fig. 245. *9*), der vor allem jedem Kiemenbogen einen Ast sendet, welcher theils an der Kieme, theils an der Muskulatur des Bogens sich verzweigt. Rami pharyngei verbreiten sich zu der Schleimhaut der Rachenhöhle. Bei den Selachiern erhält jede Kiementasche ihren Ramus branchialis, der in zwei für je eine Wand der Kiementasche bestimmte Aeste sich spaltet. Bei den Ganoiden und Teleostiern theilt jeder dieser Rami sich früher in zwei, davon der vordere mit dem hinteren des vorhergehenden Branchialnerven den Kiemenbogen begleitet. Diese Verzweigung erhält sich auch bei den Amphibien, wo sie von dem Ganglion des Nerven entspringen. Sie bilden sich mit dem Verschwinden der Kiemenathmung zurück.

Eine andere Abtheilung des Vagus, die bei den Fischen meist mit den Branchialnerven ein Geflechte bildet, lässt den Ramus intestinalis hervorgehen. Er vertheilt sich längs des Munddarmes bis zum Magen, zuweilen auch auf einen Theil des Mitteldarms übergehend. Bei dem Vorkommen einer Schwimmblase gibt er auch dieser Zweige ab. Bei den Myxinoiden vereinigen sich beide Rami intestinales vor dem Magenabschnitte des Darmrohrs, und stellen einen längs der Mesenterialinsertion bis zum After verlaufenden Nerv vor.

Der Ramus intestinalis wird von den Reptilien an zum Hauptstamme des Vagus; die bei den Fischen zur Schwimmblase gelangenden Aeste sind bereits bei den Amphibien durch Rami pulmonales dargestellt. Zwei zum Kehlkopf tretende Zweige sind gleichfalls von den Reptilien an differenzirt. Der obere gibt zugleich Rami pharyngei ab, der untere tritt jederseits um einen der primitiven Aortenbogen zum Larynx, und wird mit der Entfernung

desselben von seiner ursprünglichen Lagerstätte zum Nervus recurrens. So findet er sich auch bei Vögeln und Säugethieren. Rami cardiaci treten bereits bei Fischen von den Pharynxästen des Vagus ab. Bei den Reptilien kommen sie aus einer in der Brusthöhle liegenden Anschwellung des Vagusstammes.

Fig. 246.



Der erste Kiemenast des Vagus erhält bei den Selachiern, Ganoiden, Teleostiern allmählich die Bedeutung eines selbständigen Nerven. Bei den Cyclostomen und Dipnoi ist er vom Vagus nicht gesondert, und schon bei Chimaera verlässt er wenigstens mit diesem gemeinsam die Schädelhöhle, aus der er bei den vorerwähnten Fischen einen eigenen Austritt erhält. Nach Bildung eines Ganglions theilt er sich in einen Ramus hyoideus zum Gaumen, auch zur Pseudobranchie, und einen Ramus branchialis für den ersten Kiemenbogen mit Endverbreitung in der Zunge. Er stellt den Nervus Glossopharyngeus vor. Die Amphibien besitzen denselben noch nicht vom Vagus gesondert. Er bildet den aus dem Ganglion des Vagus hervorkommenden vordersten Ast, der nur an seiner Austrittsstelle von dem Nachhirn isolirt erscheint. Eine ähnliche Verbindung findet sich auch bei den Reptilien und Vögeln, wo die Sonderung gleichfalls mehr für den Austritt aus der Medulla oder auch aus der Schädelhöhle, als für die übrige Bahn ausgesprochen ist. Der Ramus pharyngeus enthält grossentheils Elemente des Vagus.

Bei den höheren Wirbelthieren tritt in der Vagusgruppe noch ein dritter Nerv, der Nervus accessorius auf. Er erscheint bereits bei den Reptilien, die ihn entbehrenden Schlangen ausgenommen, durch seinen zwischen vorderen und hinteren Wurzeln der vorderen Spinalnerven stattfindenden Ursprung ausgezeichnet. Dieser kann bis zur Höhe des 6. oder 7. Spinalnerven hinabgehen. Ein grosser Theil des in den Schädel tretenden, und mit dem Vagus die Schädelhöhle verlassenden Stammes verbindet sich mit letzterem Nerven, und ein zweiter Ast tritt selbständig zu einigen Muskeln, bei Säugethieren meist zum Sterno-cleido-mastoideus und Cucullaris.

Zu den Hirnnerven reiht sich endlich noch ein Nerv, der bei Fischen und

Fig. 246. Gehirn und Rückenmark von *Rana pipiens* mit den Nervenursprüngen von unten gesehen. *A* Bulbi olfactorii. *B* Grosshirnhemisphären. *C* Mittelhirn. *I* Olfactorius. *II* Opticus. *III* Oculomotorius. *V* Trigeminus. *V'* Erster, *V''* zweiter, *V'''* dritter Ast. *X* Vagus. *X'* Verbindungszweig mit dem Trigeminus zum Antlitznerven. *X''* Vagusast zu den Eingeweiden. 1—7 Spinalnerven. *a* Deren sensible, *b* deren motorische Portionen. *c* Ganglien der sensibeln Portionen. *d* Kalksäckchen an der Austrittsstelle der Spinalnerven. (Nach WYMAN.)

Amphibien durch den ersten Spinalnerven vorgestellt wird, und die zwischen Schultergürtel und Zungenbein gelagerten geraden Muskeln, sowie die Muskeln der Zunge selbst versorgt. Es wird als Nervus hypoglossus bezeichnet. Bei den Schlangen erhält er vom ersten Spinalnerven eine Wurzel. Stets verlässt er den Schädel durch eine Oeffnung im Occipitale laterale (Foramen condyloideum). Mit der Entwickelung der Zungenmuskulatur wird der Lingualast der bedeutendere (Säugethiere).

Wie die Trigeminusgruppe, so kann auch der als Vagusgruppe bezeichnete Nervencomplex als aus einer Anzahl ursprünglich nach dem Typus der Spinalnerven gebauter Nerven entstanden gedacht werden.

Die grössere Anzahl von Abschnitten des Visceralskelets, an welche der Vagus freie Aeste entsendet (Kiemenbogen der Fische und Amphibien) lässt auch hier auf eine stattgefundene Zusammenziehung zahlreicher discreter Nerven in einen Stamm oder einige Stämme vermuthen. Sobald wir das Visceralskelet aus ventralen, Wirbelsegmenten entsprechenden Bogenbildungen uns vorstellen, und erwägen, wie unter den am hintern Abschnitte des Körpers herrschenden Verhältnissen jedes Wirbelsegment ein discretes Nervenpaar empfängt, so wird in Vergleichung der vorderen Körpersegmente mit den hinteren jene Vermuthung gerechtfertigt, und die genannte Voraussetzung wird nothwendig. Die Differenzirung selbständiger Nerven aus der Vagusgruppe ist dabei nicht als ein Rücktritt auf den früheren Zustand anzusehen, ebenso wenig als die Gliederung des Säugethierschädels in wirbelartige Abschnitte. Sie ist eine neue Erscheinung. Der zuerst sich ablösende Nerv ist der Glossopharyngeus, der den Zungenbeinbogen versorgt. Der noch übrig bleibende Theil der Gruppe des Vagus, dem bei den höhern Wirbelthieren noch der Accessorius angefügt ist, lässt sich zwar gleichfalls als Aequivalent eines Spinalnerven betrachten, allein nach dem vorhin Erwähnten muss die Möglichkeit einer Zusammensetzung aus einer grösseren Anzahl von primitiven Spinalnerven für ihn offen gehalten bleiben, das plexusartige Verhalten der Vaguswurzeln bei Fischen nach dem Austritte aus dem Schädel ist nur in jener Voraussetzung verständlich. Der einfachere Zustand würde somit als »Zusammenziehung« zu gelten haben, wie solche an vielen Organen in der That nachweisbar ist. Ein directer Nachweis für diese Auffassung erscheint zwar vor der Hand unmöglich, da keine Wirbelthierorganismen existiren, welche die Selachier oder selbst noch die Cyclostomen mit den Leptocardiern verbänden; allein genaue Untersuchung des Verhaltens der Nerven der Vagusgruppe besonders mit Rücksicht auf ihre Ganglienbildung und Durchflechtung lässt erwarten, dass auch von da aus eine Begründung für die aufgeführte Hypothese gewonnen werden kann.

Die vorgetragene Auffassungsweise der Kopfnerven steht in unmittelbarer Verbindung mit dem über das Kopfskelet der Wirbelthiere geäusserten (S. 632). Diese Anschauungen fasse ich in Folgendem zusammen. Der Kopf der Wirbelthiere entsteht aus dem vorderen Abschnitte des Körpers, der wie der hintere aus einer grösseren Anzahl von Metameren (Urwirbeln) sich zusammensetzt. Sein Skelet entsteht aus dem vordern Theile des Axenskelets, dessen dorsale Bogen einen entsprechenden Abschnitt der Centralorgane des Nervensystems umschliessen, während die ventralen Bogen den vordern Theil des Nahrungscanals umspannen, der zwischen diesen Bogen jederseits spaltartige Durchbrechungen (Kiemenspalten) trägt. Jedem dieser Bogen sendet das centrale Nervensystem einen Nerven. Als morphologisches Aequivalent des Kopfes der Craniota sehe ich bei Amphioxus den ganzen vordern Körperabschnitt an, soweit an demselben das Kiemengerüste sich ausdehnt. Bei den Cranioten ist das Axenskelet mit den dorsalen Bogen zum Primordialcranium verschmolzen, und es sind besonders am hintern Abschnitte bedeutende Zusammenziehungen aufgetreten. Entsprechende Veränderungen erlitt dabei der

in das Nachhirn übergehende Abschnitt des centralen Nervensystems. Hier müssen gleichfalls bedeutende Zusammenziehungen stattgefunden haben, da eine viel grössere Anzahl von Nerven aus ihm hervorgeht als an einer gleich grossen Strecke des Rückenmarks; die vorderen Abschnitte des Gehirns sind dagegen mächtiger differenzirt. Von den Visceralbogen sind zwei vordere rudimentär geworden, ihre Skelettheile nur noch spurweise in den Labialknorpeln der Selachier erhalten, der folgende stellt ausgebildeter den Kieferbogen vor. Diesen drei Bogen entsprechen drei zu einem Stamme verschmolzene Nerven (Trigeminusgruppe). Die folgenden Visceralbogen erhalten sich als Kiemenbogen, wobei eine allmähliche Rückbildung von hintenher, und endliches Schwinden bis auf eine geringe Zahl erfolgt. Auch an diesem Theile bilden die ursprünglich gleichartig vertheilten Nerven einen allmählich sich enger zusammenfügenden Complex (Vagusgruppe). In dieser Betrachtungsweise scheint mir allein die Verknüpfung der Craniota mit den Acrania möglich zu sein, wie letztere in dem durch Amphioxus vertretenen spärlichsten Reste uns vorliegen.

Bezüglich des Details der Nervenbahnen muss auf die Literatur verwiesen werden. Ausser den unter der Wirbelthierliteratur aufgeführten Schriften sind anzuführen: Swan, Illustrations of the nervous system. Lond. 1838. Bischoff, Nervi accessorii Willisii anatomia et physiologia. Heidelb. 1832. Schlemm, observat. neurolog. Berol. 1834. Speciell für Fische: Schlemm und d'Alton A. A. Ph. 1838 (Petromyzon). Büchner, Mém. soc. hist. nat. de Strassbourg II. (Barbus) Bonsdorff, Disquis. anat. Nerv. trig. partemque cephal. N. sympath. Gadi lotae c. nervis iisdem apud. hom. et. mamm. comparans. Helsingfors 1846. Ferner in Acta soc. fenn. V. S. 185 (Raja). Stannius, das peripher. Nervensyst. d. Fische. Rostock 1849 und dessen Zootomie der Fische. Berlin 1854. Hoffmann, Anat. u. Phys. d. N. vagus. Giessen 1860.

Ueber Amphibien und Reptilien: Volkmann, A. A. Ph. 1838. S. 70 (Rana). Fischer, Amphib. nudor. neurologia. Berol. 1843. Ferner die Gehirnnerven der Saurier. In Abhandl. d. naturwiss. Vereins zu Hamburg II. u. C. Vogt, A. A. Ph. 1839. S. 39, dann in Neue Denkschr. der allg. Schweizerischen Gesellsch. f. d. ges. Naturwiss. IV. Neufchatel 1840. Bendz, Kgl. Danske Vidensk. Selsk. naturvid. og math. Afhand. X. Kopenhagen. Hjelt, de nervis cerebral parteque ceph. N. sympath. Bufonis. Helsingfors 1852. Schiess, Neurolog. v. Rana etc. St. Gallen u. Bern 1857. Wyman, Smithson. Instit. V. (Rana pipiens).

Ueber Vögel: Ritzel; Commentat. de N. trig. et glossophar. avium. Fuldae 1843. Bamberg, de avium nervis rostri atque linguae. Hal. 1842. Bonsdorff, in Acta soc. fenn. III. 1852. (Corvus, Grus).

Ueber Säugethiere: Bendz, de anastomosi Jacobsonii etc. Havniae 1833. Bonsdorff, Kopfnerven des Hundes, Diss. Helsingfors 1846, 47, u. des Schafes. Acta soc. fenn. II. Ausserdem Gurlt, Anat. d. Haussäugethiere. Gumoens, De syst. nervorum Sciuri vulgaris. Bernae 1852.

Eingeweidenervensystem.

§ 219.

Durch die Verbindung mit zahlreichen Ganglien erhebt sich ein Abschnitt des peripherischen Nervensystems auf einen gewissen Grad der Selbständigkeit. Seine vorwiegend zu dem Ernährungsapparate (Darmcanal, Gefässsystem, Athmungsorgane) und dem Urogenitalapparate gehenden Verzweigungen entspringen in jenen Ganglien, erhalten aber Cerebrospinalnerven beigemischt, wodurch die Abhängigkeit von den Centralorganen hergestellt wird. Die allgemeine Einrichtung dieses Abschnittes beruht darin, dass Zweige der Spinalnerven oder

der nach diesem Typus sich verhaltenden Hirnnerven zu Ganglien sich fortsetzen, die durch Längsnervenstränge unter sich in Verbindung stehen und wieder Nerven entspringen lassen. Man kann so die einzelnen cerebrospinalen Wurzeln als Eingeweideäste der Cerebrospinalnerven betrachten, die vor ihrer Verzweigung aus den ihnen angelagerten Ganglien neue Elemente empfangen. Durch die Verbindung der einzelnen, nach den Wirbelsegmenten geordneten Ganglien unter sich, kommt der als Grenzstrang des Sympathicus bezeichnete Theil zu Stande, der vom Kopfe an continuirlich zu beiden Seiten der Wirbelsäule hinzieht. In dem Umfange seiner Ganglien wie in der Stärke seiner Commissuren bietet er zahlreiche Verschiedenheiten, und bald können die ganglionären Partien, bald die Rami intestinales das Uebergewicht erhalten, in welch' letzterem Falle das einfachere Verhalten erscheint. Die Verbindung der einzelnen Rami unter sich ist dann von der auch bei anderen Aesten der Cerebrospinalnerven bestehenden Schlingenbildung abzuleiten.

Aus den einzelnen, sei es direct zu den Eingeweiden tretenden, sei es erst in einen Grenzstrang sich begebenden Wurzeln des Sympathicus, sammeln sich grössere für die Hauptabschnitte der Eingeweide bestimmte Nervenstämme, die als Nervi cardiaci, splanchnici, hypogastrici bekannt, in der Regel sich unter einander verflechten und so ein die bezüglichen Organe begleitendes, in verschiedene Abschnitte zerfallendes Nervengeflechte darstellen, in dessen Verlauf zahlreiche Ganglien eingebettet sind. Letztere Thatsache besitzt eine für die Bedeutung des gesammten Apparates grosse Wichtigkeit, und zeichnet den Verlauf der sympathischen Faserzüge vor den cerebrospinalen aus.

Bei den Leptocardiern fehlt dieses System, oder wird nur durch Rami intestinales vertreten, und auch bei den Cyclostomen ist sein Verhalten noch dunkel. Möglich ist, dass durch die Vagi bei den Myxinoiden eine compensatorische Einrichtung besteht. Unter den Fischen besteht der Grenzstrang bei den Selachiern längs der Leibeshöhle, bei Teleostiern setzt er sich auch noch in die Caudalregion fort. Die Lagerung längs der Wirbelsäule, meist die Aorta begleitend, trifft sich auch für die höheren Wirbelthiere, wo seine Abschnitte nach den Regionen unterschieden werden. Wenig ausgebildet ist er bei den Schlangen, wo wiederum einfache Rami intestinales auf grösseren Strecken bestehen. Bei Crocodilen und Vögeln tritt am Halstheile eine Trennung der Längsstämme ein. Der Hauptstamm lagert im Vertebralcanal, und ein oberflächlicher Theil (Sympathicus medius) begleitet die Carotiden und bietet an mehreren Strecken Verschmelzungen dar, durch Querverbindungen mit dem tiefen Strange zusammenhängend. Von der Brustgegend an lässt der Grenzstrang je eine Längscommissur hinter den Rippenköpfchen verlaufen, indess die andere vor diesem gelagert ist. Ein ähnliches Verhalten bietet der Sympathicus der Schildkröten, bei denen die rippenartigen Querfortsätze von doppelten Commissuren umfasst sind. Bei den Säugethieren lagert er in ähnlicher Weise wie beim Menschen.

Als vom Grenzstrang hervorgehende Nervenstämme sind die Nervi splanchnici die verbreitetsten. Sie entspringen bei *Fischen* und *Amphibien*

von den vordersten Ganglien, die bei ersteren zuweilen ansehnlich gross sind. Eine Verbindung mit Vagusästen ist als Regel nachgewiesen worden. Die Splanchnici gehen in ein an der Arteria coeliaco-mesenterica gelegenes Ganglionpaar ein, von welchem aus fernere Geflechte die Arterienverzweigung begleiten. Mit der Auflösung dieser Arterie in zwei, die Arteria coeliaca und mesenterica vorstellende Stämme bleiben die Ganglien an der ersteren gelagert und bilden die Centren des Plexus coeliacus. Mit der Abgrenzung des Hals- und Brustabschnittes des Körpers erhalten die Splanchnici einen tieferen Ursprung, und gehen bei den Säugethieren vom Brusttheil des Grenzstranges ab, wobei der Halstheil die Nervi cardiaci in die Herzgeflechte entsendet.

Eine ähnliche Einrichtung bietet der an den Kopf sich fortsetzende Grenzstrang des Sympathicus, der gleichfalls Ganglien besitzt, in welche von den Hirnnerven Wurzeln eintreten. Bei den Fischen, wo das Verhalten dieses Abschnittes nur bei den Teleostiern näher bekannt ist, liegt er an der Schädelbasis. Mit der Verbindung des Kiefergaumenapparates mit dem eigentlichen Cranium werden die Lagerungsverhältnisse durch die Beziehungen zu tieferen Räumen complicirt. Der Kopftheil beginnt vom Trigeminus mit einem oder mit mehreren von diesem mit Wurzeln versorgten Ganglien, nimmt Verbindungen vom Facialis auf und erstreckt sich zu den Nerven der Vagusgruppe, die ihre Verbindungsstränge meist in das erste Halsganglion des Grenzstranges einsenken.

Mit dem sympathischen Nervensysteme müssen noch Organe besprochen werden, die, wie ihr Name: »Nebennieren« besagt, anscheinend wenig mit dem Nervenapparate Verwandtes aufweisen; die durch die Benennung ausgedrückten Beziehungen gehen jedoch nicht weiter als auf die Lage, welche die in Rede stehenden Gebilde in den höheren Classen in der Nähe der Nieren, über denselben, einnehmen, und wie diese paarige Organe vorstellen. Bei den Fischen und Amphibien sind sie in grösserer Anzahl vorhanden und stehen in enger Beziehung zu den Ganglien des Sympathicus. Sie sind entweder als gelbliche oder weissliche Körperchen über eine grössere Strecke zerstreut oder mehr unter einander vereinigt, letzteres namentlich bei Reptilien, bei denen sie in der Nähe der Niere zu finden sind. Zum Nervensystem verhalten sie sich entweder dergestalt, dass eine körnchenhaltige Zellenmasse je ein Ganglion umschliesst, oder sich doch enge an dasselbe anfügt, wie dies z. B. bei den Nebennieren der Fische sich trifft, oder dass zahlreiche Nerven in eine von einem Ueberzuge zellengefüllter Schläuche gebildete Kapsel (der Corticalsubstanz) eintreten und dort sich zwischen Zellen verlieren, welche die sogenannte Marksubstanz vorstellen.

Die anatomischen Verhältnisse des Sympathicus sind am genauesten bei den Säugethieren bekannt. Die den drei Hauptästen des Trigeminus angelagerten sympathischen Ganglien, Ganglion ciliare, G. spheno-palatinum, und G. oticum, können als ein fernerer Beleg für die oben gegebene Auffassung des Trigeminus gelten. Das auch bei niederen Wirbelthieren nachgewiesene G. ciliare, welches seine motorische Wurzel vom Oculomotorius empfängt, bestätigt die Beziehungen des letzten zum ersten Ast des Trigeminus.

Die für den Darmcanal bestimmten sympathischen Nerven stellen ausser den die Blutgefässe begleitenden Geflechten auch längs des Darmes verlaufende Stämme vor. Manche Andeutungen hiervon finden sich bei Reptilien (Monitor). Am meisten sind diese Nerven nach REMAK (Ueber ein selbständiges Darmnervensystem, Berlin 1847) bei Vögeln entwickelt. Ein den Mitteldarm begleitender Nervenstamm geht am Enddarme in mehrere ansehnliche Ganglien ein. Bei Säugethieren fehlt diese Einrichtung.

Ueber den Sympathicus s. E. H. WEBER, Anatomia comparata N. sympath. Lips. 1818. STANNIUS, Symbolae ad anatom. piscium. Rost. 1839. Ferner J. MÜLLER, im Myxinoidenwerk. Ueber die Nebennieren und ihre Beziehungen zum Sympathicus, vergl. LEYDIG, Histologie.

Sinnesorgane.

§ 220.

Die Anordnung und der Bau der Sinnesorgane lassen zwar im Allgemeinen ähnliche Zustände erkennen, wie wir sie in einzelnen Classen wirbelloser Thiere nachgewiesen haben, allein jeder dieser Apparate bietet doch wieder so viel Besonderes, dass eine unmittelbare Anknüpfung an die Sinnesorgane Wirbelloser nicht gerechtfertigt ist. Solches gilt vornehmlich für die Organe der höheren Sinne.

Für alle gemeinsam bestehen Differenzirungen des Integumentes, die sich mit Nerven in Zusammenhang setzen. Die Art der Betheiligung des Integumentes ist nach der Qualität des Organes verschieden.

Die in der Haut verbreiteten Apparate, welche dem Gefühlssinn vorstehen, sind meist an bestimmten Körpertheilen mit besonderen, vom Integumente ausgehenden Bildungen verbunden, die an die Tastorgane niederer Thiere, z. B. der Würmer, Mollusken u. s. w. erinnern. Diese besonders bei den *Fischen* verbreitete Einrichtungen gehen viele Modificationen ein und erscheinen grösstentheils untergeordneten Anpassungsverhältnissen entsprungen.

Ausser solchen durch Nervenreichthum ausgezeichneten Fühlerbildungen kommt den Fischen noch ein System anderer Hautorgane zu, welches gleichfalls auf Sinnesapparate bezogen werden muss, wenn wir auch ausser Stande sind, die Qualität der dadurch vermittelten Wahrnehmungen näher zu bezeichnen. Diese Organe sind früher für Schleim absondernde Gebilde gehalten und als »Schleimcanäle« aufgeführt worden. Sie erscheinen als in der Haut vertheilte Säckchen, die mit einer Oeffnung ausmünden, während zu ihrem blinden Ende ein Nervenzweig tritt, der dort in eigenthümliche Endapparate übergeht. Das Lumen des Säckchens ist mit einer homogenen gallertigen Substanz gefüllt. Durch Ausdehnung dieser Säckchen entstehen lange Canäle, die in regelmässiger Vertheilung im Integumente ihre Bahn besitzen und an bestimmten Stellen nach aussen mündende Seitenzweige abgeben. Bei dieser Form läuft ein Nervenzweig neben dem Hauptstamme und sendet an jedem Zweige einen dort gleichfalls mit einem Endapparat sich verbindenden Ast ab. An den die Endapparate bergenden Stellen bilden die Canäle ampullenartige Erweiterungen, oft in zierlicher Weise mit rosetten-

artigen Ausbuchtungen versehen. Ob derartige Gebilde in den bei den Cyclostomen (Myxinoiden) vorkommenden als eine Reihe seitlicher Säckchen erscheinenden Organen erblickt werden dürfen, ist zweifelhaft (siehe S. 589 Anm.). Eine mächtige Entfaltung besitzen sie bei den Selachiern, wo zweierlei Formen zu unterscheiden sind. Einmal sind es Büschel solcher Röhren, die am Kopfe verbreitet sind (Fig. 233. *t*), und zweitens finden sich verästelte Canäle gleichfalls am Kopfe beginnend, und von da aus längs einer Seitenlinie am Körper ausgedehnt. Ein Theil dieser mit einer gallertartigen Substanz gefüllten Canäle liegt unter der Haut, und nur die Ausmündungen der einfachen sowie die ramificirten sind in die Haut selbst eingebettet. Die Verästelungen der Röhren sowie ihre Mündungen besitzen eine regelmässige, nach den Familien und Gattungen schwankende Anordnung, die sie auch zum Theil bei den Ganoiden und Teleostiern beibehalten. In diesen Abtheilungen erhalten die Canäle vom Hautskelete gebildete Stützen, die entweder Ossificationen der Wandungen der Canäle selbst sind oder durch die auch sonst dem Integumente zukommenden Schuppen dargestellt werden. Die die Nerven aufnehmenden Anschwellungen der Canäle sind gleichfalls fast regelmässig durch knöcherne Theile geschützt, woran auch die Deckknochen des Schädels sich betheiligen können. Am häufigsten trifft sich diese Beziehung für accessorische Skelettheile, wie z. B. die Infraorbitalia der Teleostier, aber auch die Frontalia, Parietalia etc. können in gleicher Weise betheiligt sein. Wenn diese Gebilde auch am Kopfe niemals fehlen, so sind sie doch am auffälligsten längs der »Seitenlinie«, wo sie in einer Reihe von Schuppen Modificationen derselben hervorrufen. Die Nerven dieser Organe werden vorzüglich vom Trigeminus geliefert, soweit sie am Kopfe, namentlich am vorderen Theile desselben verbreitet sind. Die hinteren versorgt der Vagus, welch letzterer die längs der Seitenlinie verlaufenden Zweige abgibt (Ramus lateralis). Ausser diesen Organen gibt es bei Fischen noch eine dritte Form, die als »becherförmige Organe« von Teleostiern bekannt sind, und gleichfalls einen in der Epidermis gelagerten Endapparat von Nerven beherbergen.

Von diesen Einrichtungen bestehen bei den *Amphibien* nur während des Larvenzustandes Spuren, welche später verschwinden. Die Nervenendigungen in der Haut scheinen dann mit keinen weiteren Complicationen verknüpft zu sein, als auch sonst bei den höheren Wirbelthieren sich finden. Bei diesen treten die Enden der Hautnerven in die oberste Schichte des Corium, um dort die bis jetzt nur bei Säugethieren näher gekannten Tastkörperchen zu bilden, die in die Cutispapillen eingebettet sind.

Da der Geschmackssinn sich unserer Beurtheilung in dem Maasse entzieht, als ein Organismus dem menschlichen entfernt steht, da ferner selbst bei Menschen und den Säugethieren bestimmte, diesem Sinne vorstehende Apparate keineswegs mit Sicherheit erkannt sind, so kann über Geschmacksorgane der meisten Wirbelthiere nur mit Wahrscheinlichkeit geurtheilt werden. Sie werden im Anfange des Nahrungscanales in der

Mundhöhle gesucht werden müssen, wo sich auch bei Fischen in der Schleimhaut des Gaumens Organe vorfinden, die mit den becherförmigen des äusseren Integumentes übereinstimmen. Ob die Zunge bei Fischen und bei Amphibien bereits in jener Richtung fungirt, muss dahingestellt bleiben, wenn auch bei den letzteren in den Zungenpapillen Endorgane von Nerven erkannt worden sind. Durch die hornartige Beschaffenheit des Epithels erscheint bei den Sauriern und Schlangen, ebenso wie bei der Mehrzahl der Vögel die Zunge wenig zur Wahrnehmung von Geschmacksempfindung geeignet. Mit der Modification der Zunge in ein muskulöses, von weicher Schleimhaut überzogenes Organ wird ihre Beziehung zur Geschmacksempfindung bestimmter hervortreten. Besonders mit Differenzirung der Papillen ihres Schleimhautüberzuges, wie solches bei den Säugethieren vorkommt, können wir mit grösserer Sicherheit in ihr das Geschmacksorgan sehen. Ob es das einzige ist oder ob nicht vielmehr auch andere Schleimhautflächen in ähnlicher Weise fungiren, muss noch unentschieden bleiben.

Die Bedeutung des den Fischen zukommenden Sinnesorganes der Haut muss eine sehr hohe sein, wie sich aus der Menge der dazu verwendeten Nerven erschliessen lässt. Welcher Qualität der durch diese Organe dem Thiere zur Wahrnehmung kommende Zustand des umgebenden Mediums ist, kann auch nicht im entferntesten angegeben werden. Das Röhrensystem verzweigt sich vom Vorderende des Kopfes aus in zwei die Nasengrube der betreffenden Seite umziehenden Zügen nach hinten zu, der eine Zug verläuft über, der andere unter dem Auge. Beide vereinigen sich in der Occipitalregion, zuerst unter sich, und dann durch eine Querverbindung von beiden Seiten her. Jederseits findet sodann der weitere Verlauf auf dem Rumpfe statt, wo sich der »Seitencanal« gerade oder in besonderen für einzelne Abtheilungen charakteristischen Ausbiegungen bis zum Ende des Schwanzes erstreckt. Von den Selachiern und Ganoiden sind diese Verlaufsverhältnisse bis zu den Knochenfischen mit einzelnen Modificationen zu beobachten. Am mächtigsten ist der Apparat bei den Selachiern entfaltet, bei denen die unverzweigte Form in ganzen Büscheln von Röhren an der Seite des Vorderendes des Kopfes lagert und von da ausstrahlt. Bei den Rochen sind sie über die ganze Breite der Flossen meist gegen den Vorderrand zu, verbreitet. Von der zweiten oder verzweigten Form dieses Apparates werden die Hauptzüge durch stärkere mit persistenter Wand versehene Röhren dargestellt, und diese sind es, welche am weitesten verbreitet sind, dagegen pflegen die dünnwandigen, büschelweise beisammen liegenden unverästelten nur am Kopfe sich zu vertheilen, sie besitzen am blinden Ende die ampullenartige Erweiterung. Von diesem mit oft sehr deutlichen Oeffnungen ausmündenden Apparat ist ein System von scheinbar geschlossenen Follikeln zu unterscheiden. Vergl. darüber wie über das Verhalten des Röhrensystems SAVI (MATTEUCCI traité des phénomènes électro-physiol. Paris 1844) auch MONRO (op. cit.). Bei Chimaera ist das Verhalten ein ähnliches. Zahlreiche Umänderungen bieten sich bei den Teleostiern. Die Oeffnungen der Canäle liegen häufig in deutlichen Grübchen und die den Nervenapparat schützende Knochenplatte (Schuppe) zeigt vielfache Anpassungen an diese Beziehung. Häufig ist sie zum Durchlass des Nervenzweiges durchbohrt. Bezüglich des feineren Baues dieser Organe vergl. vorzüglich LEYDIG's Arbeiten (Beiträge etc. und im A. A. Ph. 1850. S. 170 und 1851. S. 235), der zuerst ihre sensorielle Bedeutung erkannt hat, und in ihnen mit Recht ein specifisches Sinneswerkzeug, gewissermaassen das Organ für einen sechsten Sinn, vermuthet.

Die »becherförmigen Organe« werden aus einer Gruppe sehr langer cylindrischer Zellen vorgestellt, in der eine peripherische Schichte von der centralen Partie unterscheidbar ist, indem zwischen den Zellen der letztern feinere Zellen liegen, die sich den Endorganen

anderer Sinnesapparate z. B. der Riechorgane gleich verhalten. Sie sind bei den Cyprinoiden sehr verbreitet. S. ausser LEYDIG, FR. E. SCHULZE, Z. Z. XII. S. 218.

Eine eigenthümliche Art von Sinnesorganen kommt im Integumente, an den Kiemenbogen verschiedener Scopelinen vor. Nerven bilden knopfartige Anschwellungen, die von einer Pigmentscheide umgeben sind, so der vorne eine pupillenartige Lücke sich findet. Die Organe besitzen einige Aehnlichkeit mit Augen, wie sie denn auch als solche gedeutet worden sind.

Für die bei Amphibienlarven (Triton) nachgewiesenen Organe dieser Kategorie siehe FR. E. SCHULZE, A. A. Ph. 1861. S. 759. —

Besondere als »Tastorgane« fungirende Apparate gehen aus Modificationen verschiedener Körpertheile in Verbindung mit Ausbildung der dem bezüglichen Integumentüberzuge zukommenden Endorgane der sensiblen Nerven hervor. Die einzelnen Vorrichtungen dieser Art sind ausserordentlich mannichfach, und gehören zu den aus speciellen Anpassungen entstandenen Bildungen, daher sie nur kurz zu erwähnen sind. Bei den Fischen werden solche Organe durch die bei vielen in der Nähe des Mundes stehenden »Barteln« vorgestellt, die jedoch sicherlich ebenso gut als Lockorgane fungiren. Sie finden sich bei Stören, Welsen, manchen Cyprinoiden etc. Bei den Triglen fungiren einige von den Brustflossen abgelöste nervenreiche Strahlen vorzugsweise als Tastorgane. Bei den Vögeln hat der Tastsinn nicht selten seinen Sitz in der weichen Spitze des Schnabels; so bei den Schnepfen, Enten etc. Und endlich bei den Säugethieren finden wir als Tastapparate steife, borstenähnliche, an der Oberlippe, oder auch über den Augen stehende Haare, die nicht allein beträchtlich verlängert sind, sondern auch durch den Nervenreichthum ihrer Follikel vor den übrigen Haarbildungen ausgezeichnet erscheinen. Die Tasthaare sind vorzüglich bei den nächtlichen Säugethieren in hoher Ausbildung und scheinen wie Sonden zu fungiren. Ueber den Bau siehe LEYDIG, A. A. Ph. 1859. S. 712. — Bei den Chiropteren hat man der Flughaut ein besonderes Tastvermögen zugeschrieben, wofür namentlich SPALLANZANI's Versuche mit geblendeten Fledermäusen massgebend waren. Bei vielen Säugethieren ist der Tastsinn vorzüglich auf die Volar- und Plantarflächen der Extremitäten localisirt und schliesst sich dadurch an die beim Menschen bestehenden Verhältnisse an.

Riechorgane.

§ 221.

Riechorgane treten bei allen Wirbelthieren als flache, am Kopfe gelegene Gruben auf, wie wir derartige Organe auch in den Abtheilungen der Würmer kennen. Wenn wir auch bei den im Wasser Lebenden — Fischen und Amphibien — keineswegs im Stande sind, diesen Gebilden genau dieselbe Function zuzuschreiben, die sie bei den in dem anderen Medium lebenden nachweisbar besitzen, so muss es doch gestattet sein, sie wenigstens mit dem Namen jener Organe zu bezeichnen, da wir sie in continuirlicher Folge zu den complicirteren, bestimmt Geruchswahrnehmungen dienenden Organen der höheren Wirbelthiere übergehen sehen.

Bei den Leptocardiern ist jene Riechgrube unpaar (Monorhina). Ebenso erscheint das Organ bei den Cyclostomen, jedoch in einen tieferen Schlauch (Fig. 193. *g'*) umgewandelt, der bei Petromyzon blind geendigt (*gr*), bei den Myxinoiden in einen den Gaumen durchbohrenden Canal umgestaltet ist, dessen Wandungen ein durch Knorpelringe gebildetes Rohr stützt. Die

übrigen Wirbelthiere (Amphirhina) besitzen paarige Riechgruben. Bei den Fischen bleiben sie meist in diesem Zustande bestehen oder erscheinen nur wenig vertieft. Die sie auskleidende Schleimhaut bildet bald radiär angeordnete, bald parallel gelagerte Falten, durch welche besonders mit dem Vorkommen secundärer Fältchen eine beträchtliche Oberflächenvergrösserung gegeben wird. Die gesammte Fläche nimmt die Endigungen des Riechnerven auf. Häufig ist jede Nasengrube durch eine über sie wegziehende Hautleiste überbrückt, so dass zwei, oft weit von einander getrennte Oeffnungen sich bilden. An diesen, vorzüglich an der vorderen, kommen häufig röhrenartige Verlängerungen vor. Auch kann die Riechschleimhaut, eine andere Modification darstellend, über eine papillenartige Vorragung sich erstrecken, wobei unter Entfaltung der Oberflächenvergrösserung nach aussen hin, die Grubenbildung mehr oder minder aufgehoben wird.

Viele Selachier und die Chimären besitzen eine Verbindung der Riechgrube mit der Mundöffnung, indem eine von ersterer ausgehende Rinne (Nasenrinne) zu dem Mundwinkel führt. Der Rand der Nasengrube besitzt in besonderen bogenförmig gekrümmten Knorpeln einen eigenen Stützapparat. Die Rinne wird häufig von einer medianen Hautfalte überlagert, und gestaltet sich nicht selten zu einem tieferen Canale (Rochen). In dieser Einrichtung erkennen wir einen Schritt zu dem Verhalten der übrigen Wirbelthiere. Bei diesen erscheinen die beiden Riechgruben nur während einer frühen Embryonalperiode in oberflächlicher Lagerung. Die bei den Fischen bleibende Einrichtung geht hier vorüber, und ein während der Weiterentwickelung sich abspielender Process lässt die Nasengruben in die Tiefe treten. Der zwischen beiden Nasengruben befindliche Theil des Kopfes wächst in einen Fortsatz aus (Stirnfortsatz), welcher an der Begrenzung der Nasengruben dieselben median zu überragen beginnt, und sie zugleich lateral eine Strecke weit umwächst. Indem zugleich vom oberen Abschnitte des ersten Visceralbogens (Kieferbogen) her der »Oberkieferfortsatz« gegen den äusseren Schenkel des Stirnfortsatzes auswächst, und von da aus allmählich den median die Grube überdachenden Fortsatz erreicht, wird die Nasenrinne in einen Canal umgewandelt, der von aussen nach innen zur primitiven Mundhöhle führt, und daselbst hinter dem nunmehr von neuen Theilen gebilden Kieferrande sich öffnet. Dadurch entsteht ein zweiter Weg in das Darmrohr, der ausser seiner Beziehung zur Nasengrube, an der er unten vorbeiführt, zu den Athmungsorganen Beziehungen empfängt, indem er zu einem Abschnitte der Luftwege sich gestaltet.

Dieses Verhalten repräsentiren die *Dipnoi* unter den Fischen, dann die *Amphibien*. Die innere Oeffnung des Nasencanals liegt bei den ersteren wie bei den Perennibranchiaten sogar noch innerhalb des weichen Mundrandes. Bei den Salamandrinen und bei den Anuren ist sie von festen Kiefertheilen umgrenzt.

Die primitive Nasengrube selbst ist mit der Bildung eines Nasencanals in die Tiefe einer Höhle gerückt, die als eine Ausbuchtung des Canals erscheint, und durch diesen sowohl nach aussen als nach innen communicirt. Die Fläche der Nasengrube complicirt sich dabei durch Bildung von Vor-

sprüngen, welche vom Knorpel der Ethmoidalregion eine Stütze erhalten und als »Muscheln« bezeichnet werden.

Von den *Reptilien* an treten fernere Complicationen auf. Das bei den Amphibien noch breite, die beiden Nasenhöhlen trennende Ethmoidalknorpelstück wird mit der Ausdehnung der Höhlung zu einer dünnen senkrechten Lamelle umgewandelt, und bildet die Nasenscheidewand. Zum Theile bleibt diese knorpelig, zum Theile gehen knöcherne Gebilde an und aus ihr hervor, deren oben beim Kopfskelete bereits gedacht ward.

Eine zweite Veränderung bildet sich durch das Auswachsen horizontaler Leisten oder Fortsätze, die sowohl von jenem Oberkieferfortsatze des ersten Visceralbogens wie auch vom unteren Ende des Stirnfortsatzes ausgehen und allmählich eine, die primitive Mundhöhle in zwei Etagen theilende Platte entstehen lassen.

Für den oberen Raum, die Nasenhöhle, bildet sie den Boden, für den unteren das Dach. In letzterer Beziehung wird sie als Gaumen bezeichnet. Indem die erwähnte Nasenscheidewand diese Gaumenplatten erreicht, sondert sie zwei Nasenhöhlen von einander, und in jede mündet nunmehr der Nasencanal aus, während sie selbst bereits von früher her eine mit der äusseren Oeffnung des Nasencanals zusammenfallende äussere Oeffnung besassen. Die durch die Gaumenplatte von der Mundhöhle, durch die senkrechte Nasenscheidewand von einander getrennten hinteren Oeffnungen der Nasenhöhlen werden als Choanae bezeichnet.

Die Entwickelung der Gaumenplatten bleibt auf sehr verschiedenen Stadien stehen. Bei *Schlangen*, den *Sauriern* und *Vögeln* erscheinen die Choanen als eine Längsspalte, indem die Gaumenfortsätze nur vorne einander erreichen, nach hinten zu aber von einander getrennt bleiben. Zuweilen sind die Choanen bei Vögeln getrennt und dann bedeutend schmal. Bei den *Crocodilen* sind sie am weitesten nach hinten gerückt, weiter sogar als bei den *Säugethieren*, wo sie aber ebenso in den Pharynx sich öffnen.

Während die Nasenhöhlen schon durch den vom Gaumen besorgten Abschluss von der Mundhöhle an Länge gewinnen, trägt hiezu noch die Ausdehnung des Gesichtstheiles des Kopfes nicht wenig bei, und sie werden, dadurch in die Länge wie in die Höhe sich entfaltend, zu bedeutenden Räumen. Die bereits bei Amphibien beginnende, nicht mehr blos von der Schleimhaut gebildete Oberflächenvergrösserung des Binnenraums nimmt mannichfache Gestaltungen an. Immer betheiligt sich daran die vom Primordialcranium gebildete Wand der Nasenhöhle, deren gefaltete und gewundene Vorsprünge die Nasenschleimhaut überzieht. Nicht selten ossificirte »Muscheln« finden sich bei Reptilien. Bei den Schildkröten und Vögeln bleiben sie meist knorpelig; die letzteren besitzen meist mehrere solcher eingerollter Lamellen, von denen bald die eine, bald die andere vorwiegt. Sehr entwickelt ist die untere Muschel bei einigen Struthionen. Drei solcher Muscheln werden auch bei den Säugethieren unterschieden. Die beiden oberen gehören zu dem das Siebbein bildenden Abschnitte, die untere bleibt in der Regel ein selbständiger Knochen, der zahlreiche Verschiedenheiten bietet, indem er bald in mehrfache in verschiedener Richtung eingerollte Lamellen sich spaltet, bald

an diesen Lamellen wieder Verzweigungen mehrerer Ordnungen besitzt, z. B. bei Carnivoren (am complicirtesten bei Lutra und Phoca). Am wenigsten entwickelt sind diese Muscheln bei manchen Beutelthieren (Macropus, Phascolomys), dann bei den Affen (am einfachsten bei den Katarrhinen) und beim Menschen, wo wir also Rückbildungen vor uns haben. Durch die von den Muscheln gebildeten Vorsprünge wird der Raum der Nasenhöhle in mehrere Abschnitte, die Nasengänge, zerlegt.

Die Ausbreitung und Endigung des Olfactorius findet im oberen Raum der Nasenhöhle statt, bei Säugethieren auf der oberen Muschel, und auf dem oberen Abschnitte der Nasenscheidewand. Die Endapparate bestehen bei allen Wirbelthieren aus stäbchenförmigen, zwischen Epithelzellen gelagerten Gebilden (Riechstäbchen).

Die Nasenhöhle verlängert sich bei den Säugethieren durch das Auftreten einer äusseren Nase, deren Stütze von besonderen Knorpeln gebildet wird; zum Theile sind das nur Differenzirungen des Ethmoidalknorpels, und als solche erscheint immer die sogenannte knorpelige Nasenscheidewand, zum Theile jedoch sind es selbständige Stücke. **Nebenapparate** werden gebildet durch die mit der äusseren Nase verbundene **Muskulatur** sowie durch **Drüsenorgane**.

Die **Riechgrube** von Amphioxus besitzt eine assymetrische Lagerung. Sie ist mit einem Wimperepithel ausgekleidet, welches sich nicht nur in der Nasengrube der Fische wieder findet, sondern auch auf der Schleimhaut der Nasenhöhle der höhern Wirbelthiere erhält. Die Oberflächenvergrösserung der Nasengrube der Fische kommt auf die mannichfaltigste Art zu Stande. Radiäre Faltung oder senkrecht auf eine Querfalte stehende Falten sind die häufigen Erscheinungen; am ansehnlichsten sind diese Gebilde bei den Selachiern. Bei Polypterus ist jede Nasengrube in fünf radiär gestellte Canäle getrennt, deren jeder wieder besondere Faltungen aufweist. Auch papillenartige Erhebungen können die Oberflächenvergrösserung bedingen. Eine solche von einem Stiele getragene Papille ragt in der Riechgrube von Belone empor, und bei Plectognathen (den Gymnodonten) wird die ganze Riechgrube durch eine tentakelähnliche Verlängerung des Integuments vorgestellt. Bezüglich der Lagerung und Ueberbrückung der Nasengrube bieten die aalartigen Fische grosse Mannichfaltigkeit. Die hintere Oeffnung kann bis über das Auge reichen (Symbranchus) oder eine der beiden Oeffnungen durchsetzt die Oberlippe und kann auch Verbindungen mit der Mundhöhle eingehen (Vergl. STANNIUS). Es muss dahin gestellt bleiben, ob in dieser Ueberbrückung nicht eine auf die Bildung des Nasencanals der höhern Wirbelthiere bezügliche Erscheinung vorliegt.

Die äusseren Nasenöffnungen sind bei Amphibien und Reptilien wenig vom Rande des Oberkiefers entfernt. Bei den Vögeln sind sie an verschiedenen Stellen angebracht, selten an der Schnabelspitze (Apteryx), in der Regel an der Wurzel des Schnabels. Beide Oeffnungen können in Eine gemeinsame zusammenfliessen, die dann röhrenförmig vorsteht, wie bei den Procellariden (Tubinares). Zuweilen fehlt die Scheidewand der Nasenhöhlen eine Strecke weit am Eingange derselben, wodurch dann Nares perviae zu Stande kommen. Die Nasenhöhle steht bei den Säugethieren mit einer Anzahl in verschiedenen Knochen des Schädels liegender Höhlen in Verbindung, von denen vorzüglich die Sinus frontales hervorzuheben sind. Es sind im Stirnbein liegende, bald einfache, bald in kleinere Abschnitte getrennte Cavitäten, die bei Wiederkäuern mächtiger entwickelt sind. Andere Communicationen finden mit der Höhle des Keilbeins statt, sehr entwickelt z. B. beim Elephanten, wo die Hohlräume sich sogar durch Scheitel- und Schläfenbeine bis

in die Condylen des Occipitale erstrecken, und endlich bestehen auch Verbindungen zwischen der Nasenhöhle und den Sinus maxillares bei Beutelthieren und Wiederkäuern. Sehr beträchtlich sind sie bei Einhufern; bei Affen und Menschen minder umfangreich. Ganz fehlen sie den meisten Carnivoren, den Edentaten und Nagern. Alle diese von Fortsetzungen der Schleimhaut ausgekleideten Räume sind secundäre Gebilde, die erst im Laufe der individuellen Entwickelung auftreten. Bei den Vögeln sind Communicationen der Nasenhöhle mit Stirnhöhlen (bei Enten) beobachtet. Bei den Säugethieren finden sich besondere Verbindungscanäle zwischen Nasen- und Mundhöhle, die Canales incisivi, mit welchen sich eigenthümliche Apparate in Verbindung setzen. Der von der knöchernen Nasenhöhle den Zwischenkiefer durchbohrende Canal, bei Vielen durch die Schleimhautüberkleidung verschlossen, ist bei Anderen, namentlich bei Wiederkäuern, ziemlich weit und steigt schräg von hinten nach vorne abwärts. Man hat diese Canäle als Stenson'sche Gänge bezeichnet. Mit ihnen stehen in Verbindung die sogenannten Jacobson'schen Organe, welche am Boden der Nasenhöhle befindliche, vom Knorpel der Nasenscheidewand theilweise umgebene Gänge darstellen und vorne in die Stenson'schen Gänge übergehen, so dass die letzteren als die Fortsetzung der ersteren betrachtet werden können, durch welche die Communication der Jacobson'schen Organe mit der Mundhöhle vermittelt wird. Da ausser Trigeminuszweigen auch Olfactoriusäste zum Jacobson'schen Organ verfolgt wurden, die eine gleiche Endigungsweise wie in der Regio olfactoria besitzen, bildet dieser Apparat einen Abschnitt des Riechorgans, der speciell zu Wahrnehmungen von Geruchseindrücken von Seite des im Munde befindlichen Bissens dient. In besonderer Entwickelung ist das Organ bei Pflanzenfressern, so z. B. bei Nagern, Wiederkäuern, bei Manatus und Einhufern (letzteren fehlen die Stenson'schen Gänge). Vergl. über diese Organe: N. Stenonis d. musc. et. glandulis spec. Amstelod. 1664. Rosenthal in Tied. u. Trev. Zeitschr. f. Phys. II. S. 289. C. Balogh, S. W. 1861. — Mit den Geruchsorganen kommen in grosser Verbreitung besondere Drüsen vor, die als besonders entwickelte Theile des Drüsenapparates der Nasenschleimhaut anzusehen sind. Bei beträchtlicher Ausdehnung kommen sie ausserhalb der Nasenhöhle zu liegen, nur mit dem Ausführungsgang in letztere einmündend. Solche Nasendrüsen finden sich bei den Schlangen, auch bei manchen Sauriern und den Crocodilen, bei den ersteren äusserlich dem Oberkiefer anliegend, bei den letzteren in eine Höhle des Oberkiefers eingeschlossen. Eine äussere Nasendrüse, bald auf den Stirnbeinen, bald auf den Nasenbeinen gelegen, findet sich auch bei Vögeln, während sie bei Säugethieren bei dem Bestehen von Sinus maxillares in diese eingebettet ist. Im letzten Falle erscheint das Organ als ein Aggregat kleinerer Drüsen. Vergl. bez. d. Vögel: Nitzsch, Deutsches Archiv f. Phys. VI. S. 234.

Vielfache, aus Anpassungen hervorgegangene Medificationen bietet die äussere Nase der Säugethiere dar. Eigenthümliche Bildungen finden sich bei den tauchenden Säugethieren, indem hier ein die Nasenöffnungen verschliessbarer Klappenapparat besteht, der auch durch einen besonderen Schliessmuskel vertreten sein kann (Seehunde). Durch eine beträchtliche Verlängerung der äusseren Nase entstehen Rüsselbildungen, beim Schweine, Tapir, auch bei Insectivoren (Spitzmäuse, Maulwurf) ausgebildet, am meisten jedoch beim Elephanten entfaltet, wo dies Organ zugleich als Tast- und Greifwerkzeug fungirt. Die Muskeln, welche auch bei einfacher äusserer Nase zur Bewegung der Nasenflügel vorhanden sind und bei dem Bestehen eines Klappenverschlusses stärker entwickelt erscheinen, sind bei der Rüsselbildung beträchtlich vermehrt. Es sind theils solche, welche, vom Oberkiefer entspringend, sich längs des ganzen Rüssels ausstrecken, theils sind es kleinere Quer- oder Längsmuskeln, deren Zahl am Rüssel des Elephanten eine ausserordentliche ist. Eine Rückbildung zeigt sich am homologen Organ der Walthiere, welches der Riechnerven entbehrt, und zu einem Spritzorgane umgewandelt erscheint. Die äussere, auf der Oberfläche der Schädelhöhle gelegene Nasenöffnung ist entweder einfach (Delphine), oder doppelt (Walfische), und führt, senkrecht absteigend, in den Raum

der Nasenhöhle, den »Spritzcanal«, der durch einen Schliessmuskel von der Gaumenhöhle abgeschlossen werden kann. Der untere Abschnitt des Spritzcanales besitzt die vom Vomer gebildete Scheidewand. In besonderen, mit dem Spritzcanale in Verbindung stehenden auf der Oberfläche des Schädels liegenden Räumen findet sich bei Delphinen ein doppelter Spritzsack, der durch Klappen vom Spritzcanale geschieden wird. Vergl. P. CAMPER (op. cit.) und v. BAER, Isis, 1826. — Ueber die Endigungen des Riechnerven der Wirbelthiere s. M. SCHULTZE, Abhandl. der Naturf. Ges. zu Halle, VII. 1862.

Sehorgane.

§ 222.

Das **Auge** der Wirbelthiere erscheint als Sehorgan im Wesentlichsten auf ähnliche Weise gebaut wie bei höher entwickelten Abtheilungen niederer Thiere, vornehmlich der Mollusken, allein schon in der Anlage des Organes und in seinem ganzen Entwickelungsgange spricht sich ein anderer Typus aus, der dann nicht minder in den feineren Structurverhältnissen überall wiederkehrt. Wir haben deshalb keine unmittelbare Verknüpfung mit den relativ ausgebildeten Zuständen des Sehorgans anderer Thierstämme, treffen dagegen in dem Auge von Amphioxus, welches die niederste Form aufweist, Verknüpfungen mit den bei Würmern bestehenden Verhältnissen. Das bei *Amphioxus* einem Auge entsprechende Gebilde erscheint in Form eines unmittelbar dem centralen Nervensystem aufgelagerten Pigmentfleckes. Ein solcher der Gehirnanlage angefügter Pigmentfleck zeichnet auch bei den Jugendzuständen der Cyclostomen (Petromyzon) die Stelle aus, an der später das Auge sich differenzirt (M. SCHULTZE), und darin liegt eine wichtige Eigenthümlichkeit, welche der bei den übrigen Wirbelthieren erst nach Differenzirung der Augenanlage erfolgenden Pigmentbildung sich gegenüberstellt, und an niedere Zustände erinnert.

An der Zusammensetzung des Auges betheiligt sich sowohl das centrale Nervensystem als das Integument. Ersteres lässt die lichtpercipirenden, letzteres die lichtbrechenden Apparate hervorgehen. Als erste Anlage des Auges erscheint eine seitlich vom Vorderhirn sich entwickelnde Ausbuchtung (Fig. 247. *A. a*), die sich zu einer durch einen Stiel (*b*) mit der Hirnanlage (*c*) zusammenhängenden Blase gestaltet. Indem diese primitive Augenblase gegen das Integument vorwächst, tritt sie mit letzterem zusammen und es beginnt von dem die Epidermisschichte repräsentirenden

Fig. 247.

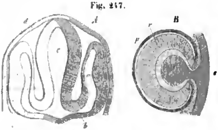


Fig. 247. *A* Senkrechter Querschnitt durch die Kopfanlage eines *Fisches*. *c* Gehirn. *a* Primitive Augenblase. *b* Stiel derselben, durch den sie mit dem Medullarrohr communicirt. *d* Hautschichte. *B* Späteres Stadium. Bildung der secundären Augenblase. *p* Vordere Wand (Pigmentschichte). *r* Hintere Wand (Retinaschichte) der primitiven Augenblase. *e* Hornblatt (Epidermis) in die secundäre Augenblase die Linse *l* einsenkend. Dahinter Glaskörper. (Nach S. SCHENK.)

Hornblatte des Integumentes eine Wucherung sich zu bilden, welche die vordere Wand der Blase gegen die hintere einstülpt (Fig. 247. *B*). In gleicher Weise wächst unter dieser Wucherung von der Anlage des Corium her ein Fortsatz gegen die Augenblase, durch welchen auch die seitliche Wand der letzteren in Zusammenhang mit der vorderen Einstülpung gebracht wird. Die vordere und hintere Wand der primitiven Augenblase werden durch diese Vorgänge gegen einander gelagert, und das Ganze erhält die Gestalt eines Bechers (secundäre Augenblase), dessen Rand die vom Hornblatte gelieferte Wucherung umfasst. Letztere wird allmählich von ihrem Zusammenhange mit dem Hornblatte getrennt und bildet die Linse (*l*), sowie das unter derselben in dem hinter der Linse liegenden Raum der secundären Augenblase eingewucherte Gewebe den Glaskörper vorstellt. Von dem die secundäre Augenblase umlagernden Gewebe wird die innerste Schichte in eine gefässhaltige Haut umgewandelt, welche die Chorioidea entstehen lasst, indess die ausserhalb der letzteren liegende Schichte eine festere faserige Membran bildet, die als Sclerotica die secundäre Augenblase umhüllt, und nach vorne zu wächst diese Faserhaut gegen die Verbindung der Linse mit dem Hornblatte. In der Fortsetzung dieses Vorganges bedingt sie die Abschnürung der Linse, und verwächst vor derselben, einen durchsichtigen Abschnitt, die Cornea, vorstellend, der gleichzeitig mit der vor ihr liegenden Integumentanlage sich verbindet (Conjunctiva).

Wir finden also für dieses Stadium das Auge durch eine rundliche Kapsel vorgestellt, deren äussere Umhüllung die auch als Ueberzug über den Sehnerven und von da zur Dura mater sich fortsetzende Sclerotica bildet, welche vorn in die Cornea übergeht. Im Innern dieser den Augapfel vorstellenden Kapsel liegt die aus der eingestülpten primären hervorgegangene secundäre Augenblase, welche durch die Chorioidea von der Sclerotica getrennt wird. Die secundäre, durch das Einwachsen des »Glaskörpers« mit einer seitlichen Spalte versehene Augenblase umfasst vorn die Linse. Ihre beiden an diesem Vorderende wie an der seitlichen Spalte in einander umbiegenden Schichten (Fig. 248. *a b*) gehen eine verschiedene Differenzirung ein, indem die innere (*b*) schon sehr frühzeitig bedeutend verdickte, zur Retina, die äussere dünne (*a*) dagegen zum Tapetum nigrum wird. An der untern inneren Seite der Anlage des Augapfels wird mit dem Auftreten des Pigmentes im Tapetum nigrum ein heller Streifen deutlich, der vom Sehnerv bis zum freien Vorderrande der Chorioidea sich erstreckt. Er entspricht der durch das Einwachsen der Glaskörperanlage an der secundären Augenblase auftretenden Spalte (*s*), die somit Retina und die Pigmentschichte der Chorioidea (Tapetum nigrum) betreffen muss. Man bezeichnet sie als Chorioidealspalte, obgleich die ausser-

Fig. 248.



Fig. 248. Durchschnitt durch die secundäre Augenblase eines Fischembryo, senkrecht auf die »Chorioidealspalte« *s*. *a* Aeussere Lamelle (Tapetum nigrum). *b* Innere Lamelle (Retina) der Augenblase. *c* Vom Glaskörper erfüllter Raum. *d* Linse, an welche die eingestülpten Ränder der Chorioidealspalte sich anlegen. (Nach S. Schenk.)

halb der hier getrennten Theile liegende Chorioidea keineswegs davon betroffen ist.

An dieser so gestalteten Anlage des Auges ergeben sich nun fernere Veränderungen theils durch Differenzirungen der einzelnen oben angeführten Theile, theils durch Modificationen der Gestalt des Ganzen. Mit dem Eindringen des Cutisfortsatzes in die secundäre Augenblase, wobei derselbe Vorgang auch an dem den Stiel der Blase darstellenden Sehnerven stattfindet, gelangen, wenigstens bei Säugethieren nachgewiesene, Blutgefässe in den Binnenraum und verbreiten sich in der Peripherie der Glaskörperanlage. Ihnen muss ein bedeutender Antheil an der Ernährung und dem Wachsthume dieses Gebildes zuerkannt werden. Auch die Linse wird bei Säugethieren von einer gefässführenden Bindegewebskapsel umgeben, die vor der Geburt, bei manchen sogar erst später, wieder verschwindet.

Bezüglich der Formverhältnisse des Bulbus ergibt sich für die *Fische* (Fig. 249) eine bedeutende Abflachung des vorderen Segmentes, indem der Cornea bei bedeutender Dicke nur eine geringe Wölbung zukommt. Im Verhältnisse zur Sclerotica erscheint die Cornea von beträchtlicher Ausdehnung. Auch unter den *Amphibien* finden sich einzelne Abtheilungen mit vorne abgeflachtem Bulbus, während unter den *Reptilien* bei Schlangen und Crocodilen eine bedeutendere Wölbung der Cornea charakteristisch ist.

Fig. 249.



Fig. 250.



Fig. 251.



Bei den meisten *Vögeln* (Fig. 251) wird der Bulbus in ein vorderes und hinteres Segment getheilt, wovon das erstere, die stark convexe Cornea tragend, vom hinteren scharf abgesetzt ist. Diese eigenthümliche Augenform erscheint am meisten bei den Raubvögeln, besonders den Eulen, ausgeprägt. Der Längedurchmesser des Auges ist hier beträchtlicher als der Querdurchmesser. Dagegen treten bei den Schwimmvögeln und Stelzvögeln die umgekehrten Verhältnisse auf, wobei zugleich die Cornea bedeutend sich abflacht. Diese, durch Verkürzung der Längsachse charakterisirte Form ist unter den *Säugethieren* bei den Cetaceen (Fig. 252) bemerkbar, und auch noch bei Wiederkäuern, Einhufern u. a. ist der Querdurchmesser vorherrschend. Dagegen besitzt die grösste Mehrzahl der Säugethiere einen kugligen Bulbus, aus dem wiederum Formen mit vorherrschender Längsaxe hervorgehen. Hierher zählen die Chiropteren und Affen.

* Fig. 249. Auge von *Esox lucius*. Horizontalschnitt. *c* Cornea. *p* Processus falciformis. *s' s'* Verknöcherungen der Sclerotica. *o* Sehnerv.
Fig. 250. Auge von *Varanus*. Horizontalschnitt. *c* Cornea. *p* Processus falciformis.
Fig. 251. Auge von *Falco chrysaetos*. Horizontalschnitt. (Nach W. Sömmerring.)

Bezüglich der einzelnen Theile des Wirbelthierauges sind zunächst für die äussere Hülle oder Sclerotica Gewebsmodificationen anzuführen, indem sie durch die verschiedenen Formen der Bindesubstanz dargestellt sein kann. Bald besteht sie aus derbem Bindegewebe, bald enthält sie knöcherne Theile, oder wird durch Knorpel gebildet. Letzteres Verhalten findet sich bei den Selachiern, Chimären und Ganoiden, und auch bei den Vögeln wird die Sclerotica zwischen den fibrösen Platten von einer dünnen Knorpellamelle gestützt. Daran reihen sich unter den Säugethieren die Monotremen. Bei den Knochenfischen sind diese Verhältnisse am mannichfaltigsten und bald ist die Sclerotica nur aus Bindegewebe, bald aus Bindegewebe und Knorpel, bald wieder aus diesen und Knochenstücken gebildet. Auch bei den Amphibien (Frösche) erscheint die Sclerotica zum grossen Theile knorpelig. Bei den Eidechsen, Schildkröten und Vögeln wird der vordere, an die Cornea stossende Theil der Sclerotica durch einen Kranz flacher aneinander liegender oder über einander sich wegschiebender Knochenstücke (Scleroticalring) gestützt (Fig. 251. s'). Es sind meist viereckige, mit verdünnten Rändern sich deckende Tafeln von variirender Zahl (bis 30). Um die Eintrittsstelle des Sehnerven ist bei Schildkröten und vielen Vögeln gleichfalls eine Stützplatte in der Sclerotica angebracht, die bei den ersteren knorpelig, bei den letzteren verknöchert erscheint. Die Dickeverhältnisse der Sclerotica sind sowohl in den verschiedenen Classen der Säugethiere, wie auch an den verschiedenen Stellen des Auges vielen Schwankungen unterworfen. In der Regel ist die Dicke am beträchtlichsten am Uebergange in die Cornea; bei den im Wasser lebenden Säugethieren nimmt die Dicke nach hinten noch bedeutender zu, so dass sie, z. B. bei Walfischen, an der Eintrittsstelle der Sehnerven einen Zoll im Durchmesser beträgt (Fig. 252. s).

Fig. 252.



Die Chorioidea setzt sich aus mehreren Schichten zusammen, die im Ganzen mit den vom Menschen bekannten übereinstimmen. Die gefässhaltigen Schichten, sowie der von der äusseren Lamelle der secundären Augenblase stammende Pigmentüberzug sind die wichtigsten davon. Vorne bildet sie die faltigen, bei Selachiern (Stör) und Ganoiden wenig entwickelten, bei den meisten Teleostiern fehlenden Ciliarfortsätze. Die als Iris sich darstellende Fortsetzung der Chorioidea begrenzt mit ihrem Innenrande, die in ihrer Configuration sehr verschiedene Pupille. Queroval trifft man sie bei den Selachiern, bei einigen (Carcharias) auch längsoval. In dem ersteren Falle wird sie durch vorhangartige Fortsätze des oberen Pupillarrandes der Iris noch verengert (Rochen). In die Quere ausgedehnt erscheint sie unter den Säugethieren bei Wiederkäuern und Einhufern, zuweilen mit ähnlichen vorhangartigen Fransen ausgestattet (Ziegen, Kameele). Vertical verlängert ist sie, ausser den oben erwähnten Selachiern, bei den Crocodilen und fleischfressenden Säugethieren, fast dreieckig bei manchen Amphibien, sowie auch

Fig. 252. Auge von *Balaena mysticetus*. Horizontalschnitt. (Nach W. Soemmerring.)

bei einigen Fischen (Salmoniden) an einer Stelle ein einspringender Winkel zu beobachten ist.

Von der Eintrittsstelle des Sehnerven an eine Strecke weit nach vorne, an der bereits oben erwähnten, durch einen pigmentlosen Streifen (der sog. Chorioidealspalte) ausgezeichneten Stelle, bildet die Chorioidea bei manchen Wirbelthieren eigenthümliche, eine Spalte der Retina durchsetzende und ins Innere des Bulbus vorspringende Falten, in welche alle Elemente der Gefässhaut eintreten. Dadurch ist das primitive Verhalten weiter gebildet. Ein solcher Fortsatz findet sich im Fischauge (Teleostier), den Glaskörper sichelförmig gebogen durchziehend, und mit einer Anschwellung an den hinteren seitlichen Theil der Linsenkapsel angefügt. Man bezeichnet ihn als Processus falciformis (Fig. 249. *p*). Ihr bei manchen Fischen durch eine Schichte glatter Muskelfasern ausgezeichnetes Ende bietet eine an die Linsenkapsel sich anlegende Anschwellung, die Campanula Halleri. Diese Fortsatzbildungen bestehen in etwas modificirter Weise auch im Auge der Reptilien und Vögel. Bei Eidechsen kommt eine kolbig verdickte, den Rand der Linsenkapsel erreichende Falte vor (Fig. 250. *p*), die auch Wiederholungen mehrerer Falten neben sich haben kann. So stellt dies Gebilde dieselbe Einrichtung vor, welche bei den Vögeln als Kamm (Pecten) bezeichnet wird (Fig. 251. *p*). Im Auge der Crocodile ist dieser Kamm sehr wenig entwickelt. Bei den Vögeln dagegen ist der Kamm der Chorioidea durch Vermehrung der Falten ausgezeichnet. Sie belaufen sich bis gegen 16 (Ciconia). Mit breiter Basis entspringend ragen sie gerade in den hinteren Augenraum. Bei manchen Schwimm- und Stelzvögeln erreicht das freie Ende des Kammes die Linsenkapsel. Bei den Struthionen ist das Ende des mehr konisch gestalteten Kammes beutelartig erweitert (Marsupium). Dem Apteryx fehlt er.

Eine eigenthümliche Modification der Chorioidea wird im Augengrunde vieler Wirbelthiere durch das sogenannte Tapetum lucidum gebildet. Dieses stellt eine meist grünliche oder bläuliche, meist metallisch schimmernde Stelle von verschiedener Ausdehnung dar. Sie bedingt das Leuchten der Augen im Dunkeln und findet sich bei Fischen, unter den Vögeln beim Strausse und bei vielen Säugethieren.

Als eine besondere der Chorioidea äusserlich anliegende Bildung kommt bei *Fischen* ein Gefässplexus vor, die sogenannte Chorioidealdrüse.

Eine den vorderen Abschnitt der Chorioidea umgebende muskulöse Schichte bildet zum grössten Theil den als Ligamentum ciliare bekannten Ring (s. Anmerkung).

Die der Chorioidea angelagerte Retina erstreckt sich bis zum Anfange des Ciliarkörpers der ersteren nach vorne. In ihr findet der Sehnerv seine Ausbreitung und Endigung. Die letztere steht mit einer besonderen Schichte, der äussersten der Retina, oder der Stäbchenschichte in Zusammenhang. Diese Nervenendapparate, die den Krystallstäbchen der Augen der Arthropoden oder den Stäbchen des Molluskenauges im Allgemeinen verglichen werden können, sind also hier der Oeffnung des Auges abgekehrt. Durch dieses Verhalten der Netzhaut unterscheidet sich das Wirbelthierauge von den Sehwerkzeugen der Wirbellosen, und wie sehr auch sonst, z. B.

im Cephalopodenauge, kleine und grössere Aehnlichkeiten bestehen, so werden diese doch von der Verschiedenheit des Typus in der Einrichtung der Netzhaut so sehr überwogen, dass an eine Ableitung der einen Form aus der andern nicht gedacht werden kann.

Hinsichtlich der Linse ist die nach den Medien wechselnde Form bemerkenswerth. Sehr gross und vollkommen sphärisch erscheint die Linse der Fische, auch bei Amphibien wiederholt sich die runde Gestalt und bei den im Wasser lebenden Säugethieren, indess sonst, wie bei Reptilien und Vögeln, mehr abgeplattete Formen, allerdings in verschiedenen Abstufungen bestehen. Durch die Befestigung der Linse an den Ciliartheil der Chorioidea, wird der Binnenraum des Auges in einen vorderen und hinteren Abschnitt geschieden. Den hinteren füllt der Glaskörper, der vordere zwischen Vorderfläche der Linse und Cornea liegende ist häufig auf einen minimalen Abschnitt beschränkt, indem die Linse bei Reptilien, auch bei Vögeln fast dicht hinter der Cornea lagert. Ihr liegt dann zugleich ringsum die Iris auf.

In jenen Fällen, wo die Iris von der Linse entfernt liegt, scheidet sie den vorderen Augenraum in einen vor und einen hinter ihr liegenden Abschnitt. (Vordere und hintere Augenkammer.)

Bezüglich des Auges von Amphioxus bestehen noch abweichende Angaben. Nach J. Müller und Quatrefages ist das Auge paarig, nach letzterem sogar mit einem lichtbrechenden Körper, wie mit einem besondern Sehnerven versehen. — Das Auge der Myxinoiden scheint im Vergleiche mit den Petromyzonten weniger ausgebildet zu sein, und wird vielleicht als eine mit der Lebensweise dieser Thiere in Verbindung stehende Rückbildung zu betrachten sein. Die Entwickelungsgeschichte des Wirbelthierauges s. bei Baer, Huschke, Remak. Ausserdem Schöler, de oculi evolut. in embr. gallin. Mietaviae 1849. Babuschin, Würzb. Naturw. Z. 2. IV. S. 71. V. S. 141. Barkan, S. W. Bd. LIV. Schenk S. W. LV.

Beschreibungen der Gewebe der Sclerotica in den einzelnen Abtheilungen der Fische gab Langhans, Z. Z. XV. S. 243. Nach innen von der Sclerotica folgt bei den meisten Fischen eine weisslich glänzende Schicht (Argentea), welche als die äusserste Lage der Chorioidea betrachtet werden kann. Sie entspricht der Lamina fusca der Säugethiere. — Das Tapetum lucidum liegt nach innen von der eigentlichen Chorioidea und bildet daselbst eine besondere Schicht, sein farbiger Schimmer beruht auf einer Interferenzerscheinung, die entweder durch Zellen oder durch Fasern erzeugt wird (Brücke). Nach dieser Beschaffenheit lassen sich zwei Abtheilungen aufstellen. Ein Tapetum cellulosum findet sich unter den Fischen bei Selachiern, Chimära, beim Stör, bei einigen Percoiden (Labrax, Polyprion), Scomberoiden (Thynnus etc.), unter den Säugethieren bei Carnivoren. In den Zellen finden sich bei Fischen Krystalle von kohlensaurem Kalk, die bei den Säugethieren nur ausnahmsweise vorkommen. Ein Tapetum fibrosum besitzen carnivore Beutelthiere (Thylacinus, Dasyurus) ferner Wiederkäuer, Einhufer und Walthiere. Bei Delphinen (aber auch bei Pinnipediern) ist es über den ganzen Augengrund verbreitet; weniger ausgedehnt ist es bei Landsäugethieren. — Vom Strausse ist gleichfalls ein Tapetum bekannt. S. über das Tapetum: Hassenstein: de luce ex quorundam animal. oculis prodeunte, et de tapeto lucido. Jenae 1836. Brücke, A. A. Ph. 1845. S. 387.

Die Chorioidealdrüse liegt zwischen der eigentlichen Chorioidea und der Argentea, in der Umgebung des Sehnerven. Sie besteht aus einer Auflösung der Arteria ophthalmica in zahlreiche Büschel aus denen die Arterien der Chorioidea hervorgehen, deren Venen sich gleichfalls dort büschelförmig sammeln. Das Gebilde gehört somit zu den Wundernetzbildungen.

Die contractilen Elemente der Gefässhaut des Auges sind in der **Iris** in circuläre und radiäre Schichten geordnet, bei Fischen, Amphibien und Säugethieren besteht die Muskulatur der Iris aus glatten Muskelfasern. Quergestreifte besitzen Reptilien (Eidechsen) und Vögel. Dieselbe Verschiedenheit besteht auch in der Muskulatur des »Corpus ciliare«, durch welche ein Accomodationsapparat des Auges gebildet wird.

Bei den Reptilien scheint diese Muskulatur meist aus einer Schichte gebildet zu werden, die eine radiäre Anordnung der Fasern zeigt. Die Fasern entspringen von der Sclerotica (wo ein Knochenring vorkommt, von diesem) und treten nach hinten zur Chorioidea. Ein Theil verbindet sich aber auch mit einer an den Rand der Cornea tretenden Lamelle (H. Müller). Bei den Vögeln sind die von der Sclerotica und dem Knochenring zur Cornea und zur Chorioidea tretenden Muskelfasern deutlicher in zwei Zonen gesondert. Die vordere bildet den M. cramptonianus, die hintere den M. tensor chorioideae (Brücke, A. A. Ph. 1846. S. 370). Bei den Säugethieren treten noch circuläre Fasern im Ciliarmuskel auf, die bei den Vögeln in der Iris liegen.

Ueber den **Kamm** des Vogelauges s. Huschke, Comm. de pectinis in oc. avium potestate. Jenae 1827.

Die Retina erstreckt sich von der Eintrittsstelle des Sehnerven bis zum Rande des Ciliarkörpers, unter Modificationen ihrer Textur. Dem hintern Pole der Augenaxe entspricht eine vertiefte Stelle als Fovea centralis retinae. Sie ist bei Reptilien (Chamaeleo) Vögeln und Säugethieren genauer nachgewiesen. Manche Vögel besitzen in jedem Auge zwei Foveae (Falken). Bei den Affen und beim Menschen bildet die Fovea mit ihrer Umgebung den gelben Fleck, der bei den übrigen Säugethieren durch eine dem Bau des gelben Flecks sich nähernde Area centralis vertreten erscheint (H. Müller). — In der äusseren Retinaschichte treten zweierlei Elemente auf: Stäbchen und Zapfen. Bei den Säugethieren, welche blind geboren werden, erfolgt die Differenzirung der Stäbchenschichte erst nach der Geburt oder sie wird erst dann vervollständigt. An der Differenzirung dieser Schichte hat die aus der vordern Wand der primitiven Augenblase gebildete Retinaanlage nur mittelbaren Antheil, indem Formelemente derselben nicht in jene der Stäbchenschichte übergehen. Vielmehr kommt letztere nach Art von Cuticularbildungen zu Stande. Die aus der Retinaanlage direct hervorgehenden Straten scheiden sich von jener durch die Membrana limitans externa. — In welcher Weise die Opticusfasern durch die verschiedenen Schichten der Retina mit den durch die Elemente der Stäbchenschichte dargestellten Endapparaten verbunden sind, ist noch Gegenstand der Controverse. Ebenso die Verbreitung von Stäbchen und Zapfen in den einzelnen Abtheilungen der Wirbelthiere. Bestimmt ist, dass beide bei Teleostiern, Amphibien, Vögeln und Säugethieren vorkommen. Die Zapfen finden sich am dichtesten gegen die Area centralis zu, an letzterer Stelle selbst die ausschliesslichen Elemente der Stäbchenschicht vorstellend (so wenigstens bei Säugethieren). — An Stäbchen und Zapfen besteht eine Gliederung in zwei Abschnitte: Innen- und Aussenglied. Die Verschiedenheit der Stäbchen und Zapfen spricht sich nur an den Innengliedern aus. Bei Reptilien und Vögeln findet sich an manchen jener Elemente zwischen Innen- und Aussenglied, ein roth, gelblich oder grünlich gefärbtes kugliges Gebilde eingeschaltet, welches die Retina als ein buntes Mosaik erscheinen lässt. — Ueber den Bau der Retina ist hervorzuheben: H. Müller, Z. Z. VIII M. Schultze, Arch. f. mikroskop. Anat. II.

Die **Linse** gibt ihre Abstammung vom Hornblatte, und somit ihre Verwandtschaft mit der Epidermis noch an ihren in lange Fasern umgewandelten Formbestandtheilen zu erkennen, indem diese mit gezackten Rändern in einander greifen, und dadurch an die Riffzellen der Epidermis erinnern. An den Linsenfasern der Fische ist dieses besonders deutlich. In einzelnen Fällen (z. B. bei Coecilia) bleibt die ursprüngliche Gestalt der Formelemente der Linse erhalten. Sie stellen grösstentheils Zellen vor, die von jenen der Epidermis sich wenig unterscheiden. Die Linsenfasern sind jedoch nicht als einfach

ausgewachsene Zellen anzusehen, vielmehr durch eine Differenzirung entstanden, die als eine röhrenförmige Abscheidung um eine oder um mehrere in einer Reihe liegende Zellen betrachtet werden kann (LEYDIG). Die Fasern ordnen sich in concentrisch gelagerte Schichten. Reptilien und Vögel besitzen auch noch ein radiäres Fasersystem, welches die concentrischen Lamellen am vordern und seitlichen Theile der Linse überlagert. Bei den Säugethieren wird dasselbe nur durch Eine Zellschichte, das sogenannte Linsenepithel vorgestellt. Die Linsenkapsel entsteht als Cuticularbildung, sie steht mit der äusseren Umhüllung des Glaskörpers, der Membrana hyaloidea in Verbindung. In der Hyaloidea findet sich bei Amphibien und Reptilien (Schlangen) ein Gefässnetz, welches bei den Säugethieren nur im Embryonalzustande vorkommt und später verschwindet.

Ueber das Auge der Wirbelthiere handeln ROSENTHAL, Reils Archiv X (Fische) BLAINVILLE, Principes d'Anat. comp. Paris 1822. S. 348, W. SÖMMERING, de oculor. section. horizontali. Gött. 1818. G. R. TREVIRANUS, Beiträge z. Anat. u. Phys. der Sinneswerkzeuge I. Heft. Bremen 1828. H. MÜLLER, Archiv f. Ophthalmolog. v. Gräfe etc. III. (Bau des Falkenauges) ferner Würzb. naturwiss. Zeitschr. III. (Bau des Chamäleonauges). Zahlreiches anatomisches Detail über die Texturverhältnisse einzelner Theile des Wirbelthierauges siehe man in der period. Literatur, wie in den Handbüchern der Gewebelehre.

§ 223.

Mit dem Auge stehen Hilfsorgane in Verbindung, welche theils zur Bewegung, theils zum Schutze des Bulbus dienen, und in ihrer Umbildung sehr verschiedene Grade aufweisen. Die Bewegungen des Augapfels werden allgemein durch sechs Muskeln vermittelt, die bei den Myxinoiden rückgebildet sind. Von den Augenmuskeln sind vier als gerade, zwei als schiefe zu unterscheiden. Die geraden nehmen ihren Ursprung vom hinteren Theile der Orbitae und sind bei Teleostiern häufig in einen Canal an der Schädelbasis eingebettet. Zu den vier geraden Augenmuskeln kommt bei den Amphibien und Reptilien noch ein den Bulbus rückziehender Muskel, welcher den Opticus umlagert. Dieser erhält sich auch bei den meisten Säugethieren und zerfällt in mehrere, von der Eintrittsstelle des Sehnerven in die Orbita zum Bulbus tretende Abschnitte (bei Carnivoren in vier). Von den beiden Obliqui, die an dem vorderen Theile der medianen Orbitalwand entspringen, geht der obere bei den Säugethieren eine Aenderung des Verlaufs ein. Er hat nämlich seinen Ursprung mit den geraden Augenmuskeln gemein, und sendet die Endsehne durch eine Gelenkrolle im Winkelverlaufe zum Bulbus.

Die Schutzorgane des Auges zerfallen in die Augenlidbildungen und einen Drüsenapparat. Das Auge erhält schon bei der Anlage des Bulbus einen Ueberzug des Integumentes, welcher stets die Cornea überkleidet (Conjunctiva corneae), aber auch über einen Theil des vorderen Abschnittes der Sclerotica (Conj. scleroticae) sich erstrecken kann. Durch Faltenbildung des Integumentes in der Nähe des Bulbus entstehen vor ihn gelagerte und ihn mehr oder minder deckende Duplicaturen, die, mit Muskeln in Verbindung, beweglich erscheinen können. Die innere Lamelle dieser Falten ist eine Fortsetzung der Conjunctiva, die am Rande ins äussere Integument übergeht. Solche Augenlidbildungen bestehen bereits bei Fischen. Zwei wenig vorragende Duplicaturen erscheinen bei Selachiern als Andeutungen eines oberen und unteren Augenlides, und bei

manchen Haien ist noch eine am vorderen Augenwinkel entstehende dritte Duplicatur vorhanden, die vor die Aussenfläche des Bulbus gezogen werden kann. Man bezeichnet dieses dritte Augenlid als Nickhaut. Ganoiden und Teleostier besitzen nur die unbeweglichen Falten oder auch nur Andeutungen davon, und dann meist derart gelagert, dass sie als vorderes und hinteres Augenlid unterschieden werden müssen. Am häufigsten geht das Integument sogar glatt an die Cornea. Eine derartige Verbindungsweise zeigt sich auch bei den Perennibranchiaten und Derotremen. Manche Salamandrinen und die Mehrzahl der ungeschwänzten Amphibien sind mit horizontal gelagerten Augenlidern versehen, von welchen das untere bewegliche eine Nickhaut vorstellt, aber keineswegs von jener der Selachier abzuleiten ist.

Bei den Reptilien und Vögeln ist die bei Selachiern vorhandene Einrichtung weiter entwickelt, indem nicht nur die Nickhaut besteht, sondern auch ein oberes und unteres bewegliches Augenlid vorhanden ist. Bei manchen Sauriern (Ascalabotae) und den Schlangen werden Augenlider als eine ringförmige Falte angelegt, die weiter vorwachsend schliesslich in eine vor dem Auge liegende Membran verwachsen, so dass die Cornea von aussen gänzlich abgeschlossen wird. Der circulären Anlage dieser Bildung entspricht das kreisförmige Augenlid der Chamäleonten. Für die beiden horizontalen Augenlider wie für die Nickhaut besteht ein Muskelapparat, besonders für letztere von complicirter Beschaffenheit. Während die beiden horizontalen Augenlider bei Säugethieren fortbestehen, nur mit der Verschiedenheit, dass das obere gegen das bei Reptilien und Vögeln grössere untere überwiegt, ist die Nickhaut Rückbildungen unterworfen. Sie besteht zwar noch bei Vielen, und besitzt wie auch die beiden anderen Augenlider eine Knorpellamelle als Stütze, aber zuweilen erscheint sie als eine am vorderen (innern) Augenwinkel liegende Falte, die bei Affen wie beim Menschen als Plica semilunaris ihre ursprüngliche Bedeutung aufgegeben hat.

Ein Drüsenapparat fehlt dem Auge der *Fische*, erst bei *Amphibien* und *Reptilien* tritt ein solcher mit einer unter der Nickhaut ausmündenden Drüse auf, die man als Harder'sche Drüse bezeichnet. Sie besteht bei *Vögeln* fort und ebenso bei *Säugethieren*, wo sie, zuweilen in zwei Theile zerfallen, am innern Winkel der Orbita gelagert ist.

Eine zweite Abtheilung von Drüsen bilden die am äusseren Augenwinkel gelagerten Thränendrüsen. Sie erscheinen erst bei den Reptilien, von geringerer Grösse als die Harder'sche Drüse, und verhalten sich in dieser Weise auch bei den Vögeln. Eine grössere Ausdehnung besitzen sie bei den Schlangen, Schildkröten und Säugethieren.

Für das unter das obere Augenlid abgesonderte Secret dieser Drüsen bildet sich ein besonderer Abführweg schon im Embryonalzustand aus. Die zwischen dem Oberkieferfortsatze und dem äusseren Nasenfortsatze durch die Differenzirung dieser Theile gebildete, von der Gegend des inneren Augenwinkels gegen den Rand der Nasengrube führende Rinne, wird mit der Ausbildung jener Fortsätze mehr vertieft (Thränenrinne) und bald von ihren Rändern überwachsen, so dass sie einen Canal vorstellt, der nach Entstehung der Nasenhöhle in letztere, und zwar unterhalb der unteren Muschel

ausmündet. Am inneren Augenwinkel erleidet dieser Thränencanal mehrfache fernere Differenzirungen, von denen die Scheidung in Thränencanälchen (eine grössere am unteren Augenlide liegende Anzahl [3—8] bei Crocodilen, eine geringere [2] bei Säugethieren) aufgeführt werden kann.

Die als Augenlider angesprochenen Falten zeigen bei Teleostiern sich sehr mannichfaltig. Meist ist eine vordere und eine hintere Falte unterscheidbar. Soweit sie die Cornea bedecken, erscheinen sie pellucid. Bei Scomberoiden (Caranx, Scomber) und Clupeiden reichen sie nahe aneinander. Ein kreisförmiges Augenlid besitzt Butirinus. — Das untere Augenlid der Anuren, welches als Nickhaut fungirt, ist pellucid. In dem oberen der Crocodile lagert eine Knochenplatte. Der durch Verwachsen der Augenlidanlagen vor dem Bulbus der Ophidiern gebildete Raum ist von der Conjunctiva ausgekleidet. Er nimmt die Ausführgange der Thränendrüsen auf, sowie er auch durch eine Oeffnung mit dem Thränencanal in Verbindung steht. Ein ähnliches Verwachsen der Augenlider kehrt als Anpassung bei einzelnen blinden Säugethieren (z. B. Spalax) wieder, wo das behaarte Integument über das Auge hinweggeht.

Der für die Bewegung der Augenlider bestimmte Muskelapparat ist sehr mannichfaltig differenzirt. Das untere Augenlid der Anuren wird durch Muskeln bewegt, die mit ihren Endsehnen einen zwischen zwei Puncten des unteren Augenlids befestigten Sehnenstreif umfassen. Die Reptilien mit beweglichen Augenlidern besitzen zwei aus der Orbita tretende M. palpebrales, von denen der untere besonders bei Schildkröten ansehnlich ist. Bei Crocodilen kommt nur der letztere vor. Sie sind sehr wenig bei Vögeln entwickelt. Dagegen bedeutender unter den Säugethieren bei den Delphinen, wo sie zu einem trichterförmigen den Bulbus sammt seiner Muskulatur umfassenden Muskel vereinigt sind, der in den Augenlidern endet. Bei den meisten übrigen besteht nur die ins obere Augenlid tretende Partie als Levator palpebrae superioris. Ein Sphincter der Augenlider wird durch einen oberflächlich gelagerten Muskel gebildet, der bei Chamaeleo vorkommt, auch bei Vögeln wenig entwickelt und ebenso bei Säugethieren, wo er mehr am unteren Augenlide ausgebildet ist. Die Affen wie der Mensch bieten ihn mit der für das Mienenspiel wichtigen frontalen Portion.

Die Muskeln der Nickhaut kommen bei Selachiern einfach oder mehrfach vor. Sie entspringen hinter dem Bulbus von der Seite des Schädels. Bei Carcharias lässt ein am Bulbus schleifenartig befestigter zweiter Muskel den ersten hindurchtreten, welche Einrichtung bei den Vögeln wiederkehrt. Hier bildet ein breiter Muskel (M. quadratus) der von der Hinterfläche der Sclerotica entspringt, eine über dem Sehnerven liegende Scheide zur Aufnahme eines anderen Muskels, der (M. pyramidalis) median von der Sclerotica entspringt und seine Sehne nach hinten zur Tasche des Quadratus sendet, von wo sie zum innern Augenwinkel zurückverlaufend sich zur Nickhaut begibt. Bei den Reptilien besitzen die Saurier ähnliche Einrichtungen, die bei Crocodilen auf einen einzigen Muskel reducirt sind. Die nur den Cetaceen fehlende Nickhaut der Säugethiere scheint besonderer Muskeln zu entbehren.

Ein zum Theile den Grund der Augenhöhle bildender Muskel, kommt bei Säugethieren (Carnivoren) vor (M. orbitalis), und begränzt zugleich die Orbita gegen die Schläfengrube. Andere scheinen an seiner Stelle nur eine Fascie oder eine muskulös-elastische Membran zu besitzen. Beim Menschen besteht als Rudiment dieser Bildung eine die Fissura orbitalis überbrückende Schichte von glatten Muskelfasern, vergl. Benz, A. A. Ph. 1841. S. 196. H. Müller, Z. Z. IX. S. 541.

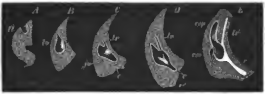
Ueber die accessorischen Apparate des Auges s. Cuvier, Leçons. Ferner die einzelnen Monographien. Ueber die Thränenwege der Schlangen Cloquet (Mém. du Mus. d'hist. nat. de Paris. VII.)

Hörorgane.

§ 224.

Das **Hörorgan** der Wirbelthiere schliesst sich durch seine primitive Form an die bei Würmern und Mollusken gefundenen Einrichtungen, bei Amphioxus wird es vermisst. Auch an der Herstellung dieses Sinnesorgans hat das primitive Integument bedeutenden Antheil. Von ihm aus bildet sich während der ersten Embryonalperiode beiderseits eine Wucherung nach innen in der Höhe des Nachhirns. Daraus geht ein anfänglich in der Regel mit einer deutlichen Communication nach aussen versehenes Bläschen hervor, welches allmählich sich abschnürt (vergl. Fig. 253) und mit der Differenzirung der knorpeligen Schädelkapsel, von dem hinteren seitlichen Abschnitte derselben umschlossen wird (HUSCHKE). Dieses primitive **Ohrbläschen** ist die Anlage eines complicirten Hohlraumsystems, in dessen Wänden der

Fig. 253.



Acusticus mit Endapparaten in Verbindung tritt. Die aus ihm entstehenden Theile bilden das **häutige Labyrinth**, die es und seine Differenzirungen als knorpelige Ohrkapsel umgebenden Wandungen werden zum knorpeligen und **knöchernen Labyrinthe**. Wenn wir in diesem Theile durch seine Beziehungen zum Sinnesnerven den wichtigsten Abschnitt des Hörorganes erkennen, so treten die übrigen in den höheren Abtheilungen der Wirbelthiere hinzukommenden Vorrichtungen nur als Hilfsorgane auf, und sind wesentlich Apparate der Schall-Leitung.

Der einfachste Zustand des Labyrinthes findet sich bei den Cyclostomen. Von dem primitiven Bläschen hat sich bei Myxinoiden ein Fortsatz gebildet, der nur an zwei Stellen mit ihm in Zusammenhang bleibend, sich zu einem halbkreisförmigen Canal gestaltet, und so das ganze Labyrinth als eine ringförmige Bildung erscheinen lässt. Die Petromyzonten bieten zwei dieser Canäle dar, jeder mit einer ampullenartigen Erweiterung beginnend, und mit den anderen Ende mit dem anderen Canale vereinigt, zu dem aus dem übrigen Theile des Labyrinthbläschens hervorgegangenen »häutigen Vorhof« (Vestibulum) tretend. Letzterer ist in mehrere Abschnitte getheilt. Bei den Gnatho-

Fig. 253. Entwickelung des **Labyrinthes** beim *Hühnchen*. Senkrechte Querschnitte der Schädelanlage. *fl* Labyrinthgrube. *vl* Labyrinthbläschen. *c* Anlage der Schnecke. *lr* Recessus labyrinthi. *csp* Hinterer Bogengang. *cse* Aeusserer Bogengang. *vj* Jugularvene. (Nach REISSNER.)

stomen kommt es noch zur Bildung eines dritten Canals, so dass von nun an drei halbkreisförmige Canäle mit dem Vorhof in Verbindung stehen. Die bei der Einsenkung des Labyrinthbläschens entstehende stielartige Verlängerung (Fig. 253) schnürt sich nicht immer ab. Bei Fischen bleibt sie auch nach der Differenzirung des Labyrinthes als offene Communication auf der Oberfläche des Kopfs ausmündend (Rochen), oder es bleibt doch am Schädel ein Canal bestehen (Haie, Chimaera), der von aussen zum knorpeligen Labyrinthe führt. Auch bei den Reptilien (Natter, Eidechsen) besteht jener Canal, der sehr frühzeitig sich nach aussen abschliesst, und an diesem blinden Ende sich erweitert. Er wird mit der Entwickelung des knöchernen Schädeldaches in die Schädelhöhle mit eingeschlossen, und bildet bei den Embryonen jener Thiere den Recessus labyrinthi. Bei den Vögeln besteht derselbe (Fig. 253. *r. l.*) nur vorübergehend als offener Raum, ähnlich auch bei den Säugethieren, wo er später in den sogenannten Aquaeductus vestibuli übergeht. Vorhof und Bogengänge füllen die Räume des soliden Labyrinthes nur theilweise aus. Sie sind bei allen Fischen von beträchtlicher Grösse. Bei Selachiern und Lepidosiren wird das häutige Labyrinth vollständig von den Wandungen der Schädelhöhle umgeben, während bei Chimaera, den Ganoiden und Teleostiern diese Umschliessung sich nur auf einen Theil des Labyrinthes erstreckt, und ein anderer, der mediane, frei in die Schädelhöhle sieht. Von den drei Bogengängen sind zwei in der Richtung von mehr oder minder senkrechten Ebenen gelagert, und können als vorderer und hinterer unterschieden werden. Ein dritter, äusserer, liegt in einer mehr horizontalen Ebene. Die beiden senkrechten besitzen ein gemeinsames Einmündestück in den Vorhof und an den beiden anderen Enden Ampullen. Der horizontale Bogengang besitzt die Ampulla an seinem hinteren Schenkel.

Der die Bogengänge entsendende Theil des Labyrinthes sondert sich schon bei den Fischen in mehrere Abschnitte, von denen zwei hervorzuheben sind. Ein oberer steht mit den Bogengängen in unmittelbarem Zusammenhange (Utriculus, Alveus communis), und verbindet sich zugleich mit einem unter ihm gelegenen Säckchen (Sacculus), welche Communication in verschiedenem Maasse deutlich ist. Sowohl Sacculus als Utriculus enthalten als Otolithen Concremente von constanter, nach den Abtheilungen wechselnder Form, die oft eine ansehnliche Grösse erlangen können (unter den Teleostiern bei Otolithus). Am Utriculus zeigt sich eine fernere Sonderung in mehrere Abschnitte. Sowohl an der Wand beider Räume als auch an den Ampullen der Bogengänge findet die Verbindung des Acusticus mit Endapparaten statt, die in den Ampullen an je einer Querleiste (Crista acustica) liegen.

In dem Verhalten des Utriculus und Sacculus finden sich zahlreiche Modificationen vor, ebenso in der Lagerung der Bogengänge zu einzelnen Theilen des Schädels. Von ersterer Beziehung sind besonders Fortsatzbildungen des Vorhofs bemerkenswerth, und unter diesen nimmt als eine Eigenthümlichkeit vieler Teleostier die Verbindung des häutigen Vorhofes mit der Schwimmblase eine hervorragende Stelle ein. Die Einrichtung selbst kommt auf verschiedene Art zu Stande, findet sich am einfachsten bei einigen Per-

coiden und Sparoiden, wo der Vorhof sich zu durchbrochenen, nur mit einer Membran geschlossenen Stellen des Schädels fortsetzt, an welche Verlängerungen der Schwimmblase sich anlegen. Mannichfacher und complicirter gestalten sich die Verhältnisse bei vielen Familien der Physostomen. Bei Cyprinoiden erstreckt sich vom Vorhofe aus (Fig. 254. *a*) ein Canal nach hinten, um sich mit dem der anderen Seite durch einen querliegenden Canal zu verbinden. Aus letzterem, dem Sinus impar, tritt jederseits ein häutiges

Fig. 254.



Säckchen (Atrium sinus imparis) zu einer am hinteren Schädelabschnitte gelegenen Oeffnung, welche zum Theile von einem napfförmigen Knochenstückchen verschlossen wird. Dieses verbindet sich durch Bandmasse mit einer Reihe verschieden geformter Knochenstückchen (*i*, *k*, *l*), von welchen das letzte und grösste dem vorderen Ende der Schwimmblase (*m*) angeheftet ist. Dadurch kommt eine continuirliche Kette zwischen dem Vorhofe und der Schwimmblase zu Stande. Ausser den Cyprinoiden bieten noch die Siluroiden diese Einrichtung, die bei denselben besonders noch dadurch ausgezeichnet ist, dass ein durch besondere mit der Wirbelsäule verbundene Knochenstücke geformter und auf die Schwimmblase wirkender Springfederapparat auf die Kette der Knöchelchen und von hier aus auch auf den Vorhof seinen Einfluss ausüben kann. — Eine ähnliche Communication besteht auch bei den Clupeiden, deren Schwimmblase vorne sich gabelig theilt, und, in den Schädel eingedrungen, jeden der Aeste wiederum in zwei feine Zweige sich spalten lässt, die mit blasigen Erweiterungen enden. Zwei dieser Blasen treten mit nach hinten gerichteten, den Atrien des Sinus impar der Cyprinoiden entsprechenden Fortsätzen des Vorhofes in Communication.

Das Labyrinth der *Amphibien* wird vollständiger von der Schädelwand umschlossen, und jenes der *Reptilien*, *Vögel* und *Säugethiere* liegt ganz in knöcherne Theile eingebettet. An Umfang treten seine Theile bedeutend

Fig. 254. Gehörorgan von *Cyprinus carpio*. *a* Vestibulum membranaceum. *b* Ampulle des hinteren und äusseren halbkreisförmigen Canales. *c* Vereinigter vorderer und hinterer Canal. *d* Hinterer, *e* vorderer, *f* Canalis sinus imparis. *g* Sinus auditorius membranaceus impar. *h* Claustrum. *i k l* Kette der Verbindungsknöchelchen. *m n* Schwimmblase. *o* Luftgang. *p q r s* Dornfortsätze der ersten Wirbel. Die Zahlen bezeichnen die einzelnen Schädelknochen. 1 Occipitale basilare, 2 laterale. 3 4 Occipitale superius. 6 Pro-oticum. 7 Scheitelbein. 10 Alisphenoid. 11 Frontale. (Nach E. H. Weber.)

gegen die Verhältnisse bei Fischen zurück. Relativ ansehnlich ist es noch bei den Amphibien, am wenigsten umfänglich bei Säugethieren. Die allgemeinen Verhältnisse des Labyrinthes bieten im Wesentlichen Uebereinstimmungen dar. Verschiedenheiten liegen theils in der Art der Verbindung der beiden Vorhofsräume, des Utriculus und Sacculus, untereinander, sowie in dem Verlaufe der vom Utriculus entspringenden Bogengänge. Von den letzteren kann der hintere sich mit dem äusseren kreuzen, was besonders für die Vögel (vergl. Fig. 255. *g. h*) charakteristisch wird.

Dem mehr gleichartigen Verhalten des geschilderten Abschnittes des Labyrinthes gegenüber stellt sich ein erst in den höheren Abtheilungen selbständig entfalteter Theil, der bei den Säugethieren seiner Gestalt gemäss als Schnecke (Cochlea) bezeichnet wird. Bei Fischen findet sich eine Spur hievon in einer meist unansehnlichen nach hinten gerichteten Ausbuchtung des Sacculus, die nur in einigen Fällen ausgedehnter ist. Zuweilen wird sie nur durch eine Verdickung der Labyrinthwand angedeutet. Sie führt bei den Selachiern viele kleine Otolithen, bei Teleostiern einen grösseren. Bei den Amphibien ist diese Ausbuchtung des Sacculus selbständiger geworden, ohne die Verbindung verloren zu haben und liegt noch nach hinten gerichtet.

Einen weiteren Schritt der Differenzirung zeigt dieser die Endigung eines Acusticuszweiges tragende Theil bei Reptilien und Vögeln, wo die ihn bildende Ausbuchtung (Fig. 253. *c*) als ein kurzer Kegel von der medianen Labyrinthwand abwärts gerichtet ist, mit dem anderseitigen convergirend.

Das blinde Ende dieses Gebildes ist abgerundet und zuweilen kolbig verdickt, es stellt die Lagena vor. Unter den Säugethieren erscheint dieses Gebilde nur bei den Monotremen noch auf jener Stufe, die es bei den anderen durchläuft. Es wächst in einen spiralig gewundenen Canal aus, von dessen Gestalt die Bezeichnung genommen ist. Anfänglich nur von einer Verlängerung des Vorhofs (Sacculus) gebildet, treten an ihm besondere Differenzirungen auf, indem jener vom Sacculus hervorgehende Canal (Ductus cochlearis) nur durch einen engeren Canal (Canalis reuniens) mit dem Sacculus verbunden bleibt, und auf seinem Verlaufe von zwei Seiten her von Hohlräumen umlagert wird, die ihn auf seinen Windungen begleiten, um am Ende in einander überzugehen. Während aber der eine mit dem knöchernen Vorhofe verbunden ist, ist der andere an seinem Beginne davon abgeschlossen und steht nur mittelbar, eben durch jene Communication am Ende der Schnecke, mit dem Vorhofsraum in Zusammenhang. Somit sind drei Räume in der Säugethierschnecke unterscheidbar, von denen nur einer, der ursprüngliche Ductus cochlearis, mit den häutigen Theilen des Vorhofs in Verbindung steht. Die beiden andern werden als Scalae bezeichnet, und die mit dem um die häutigen Theile des Vorhofs befindlichen Raume in Verbindung stehende Scala ist die Scala vestibuli, der zweite, bei aufrecht gedachter Schnecke unter der Vorhofstreppe verlaufende Raum, stellt die Scala tympani vor. Beide Scalae umfassen den nach der Peripherie der Windungen gelagerten Schneckengang, in welchen die Endapparate des Schneckennerven (Corti'sches Organ) sich ausbreiten. Da die Scalae als Lücken in dem den Ductus cochlearis begleitenden Gewebe auftreten, so sind sie den Räumen

gleich zu erachten, welche zwischen den häutigen Bogengängen und ihren knöchernen Wandungen, oder auch zwischen häutigem und knöchernem Vorhofe sich bilden, und mit einer Flüssigkeit, der Perilymphe, erfüllt sind.

In den an der Aussenfläche des Craniums liegenden Theilen der Wandung des knöchernen Labyrinths treten von den Amphibien an Lücken auf, welche eine auf verschiedene Weise zu Stande kommende Communication mit anderen dem Gehörorgane sich zufügenden Einrichtungen gestatten. * Eine solche Durchbrechung bildet die **Fenestra ovalis**, die stets durch einen plattenförmigen Skelettheil verschlossen wird. Diese Oeffnung führt in den knöchernen Vorhof. Eine zweite erst bei den Reptilien bestehende, an die Ausbildung der Schnecke geknüpfte Oeffnung (Fenestra rotunda) liegt in der Wand der Scala tympani, und wird durch eine Membran verschlossen.

Diese Einrichtungen stehen in Zusammenhang mit dem Auftreten äusserer Leiteapparate.

Vom Labyrinth der Cyclostomen wird von M. Schultze (Entwickel. v. Petromyzon Planeri, Haarlem 1856) angegeben, dass es zuerst als ein rundes Otolithen hergendes Bläschen erscheint, welches wahrscheinlich aus einer einzigen Zelle hervorging.

Die Entwickelung des Labyrinthes aus einem Theile des Hornblattes lässt einen primitiven Zustand des Hörorgans voraussetzen, in welchem dasselbe einen oberflächlich gelagerten Apparat vorstellte, ähnlich den von Hensen für die Hörorgane mancher Crustaceen angegebenen Einrichtungen (s. oben § 124.), jedoch ist es keineswegs unmittelbar hiervon abzuleiten. Dies führt zu einem indifferenten Zustand des sensorischen Nerven, in welchem derselbe einem Hautnerven sich ähnlich verhält.

Die Bildung des Labyrinthbläschens aus dem Hornblatte bietet bei Amphibien (Bufo) die Eigenthümlichkeit, dass nur eine tiefere Schichte sich daran betheiligt, so dass eine Communication des Bläschens nach aussen nicht stattfinden kann (Schenk, S. W. 1864). — Bezüglich der bei Selachiern bestehenden **Verbindung des Labyrinthes** nach aussen, finden wir zunächst bei den Rochen eine Verbindung der mittleren Abtheilung des Utriculus durch einen Canal mit der Schädeloberfläche, wo der Canal mit einem Säckchen communicirt, dessen oberer Abschnitt auf der Haut ausmündet. Zwei hinter diesen Mundestellen liegende Oeffnungen führen in den den Vorhof umgebenden Abschnitt des knorpeligen Labyrinthes. Die letzteren Canäle finden sich auch bei den Haien und den Stören indess die Chimären die zum häutigen Vorhofe führenden besitzen. Im Schädeldache sind sie, wie auch die Canäle mancher Selachier, eine Strecke weit mit einander vereint. Wie sich das Vorkommen von bald zwei bald vier Canälen erklärt, muss die Entwickelung dieser Theile nachweisen. Ueber die **Entwickelung des Labyrinths** vergleiche ausser andern embryologischen Monographien: Reissner, de auris internae formatione. Dorp. 1851. (Hühnchen).

Modificationen bieten sich in den Bogengängen der Rochen dar. Der vordere und der hintere bilden je einen der Ampullen entbehrenden Kreis, der mit dem Vorhofe eine enge Communication besitzt, und der untere Bogengang ist mit dem vordern an seinem Anfang und Ende in Verbindung. Bei Myxine sind Otolithen vermisst worden. Die bei Knochenfischen die Stelle der feinen Krystalle vertretenden **Otolithen** besitzen bestimmte Gestalten. Der im vordern Abschnitte des Vorhofs gelegene wird als »Sagitta« der vom hintern Abschnitt umschlossene meist grössere als »Asteriscus« bezeichnet (vergl. Krieger, de Otolithis. Berol. 1840).

Die Verbindung des Labyrinthes mit der Schwimmblase ist ausser den oben erwähnten Familien, noch bei Gymnotinen und Characinen nachgewiesen worden. Alle diese Einrichtungen sind nur auf die Fische beschränkt, und bringen Organe in Beziehung zum

Gehörapparat, die ursprünglich ihm fremd sind. So geht die Kette von Knochelchen, welche bei Cyprinoiden die Schwimmblase mit dem Labyrinthe verbindet, theilweise aus Modificationen von Rippen hervor. — Ueber das Hörorgan der Fische, und die Verbindungen mit der Schwimmblase: E. H. Weber, de aure et auditu animalium. Lips. 1820. Ferner Reissner, A. A. Ph. 1859. S. 421.

Der Bau des Labyrinthes bedarf noch mancher Aufklärungen, bevor eine vergleichende Betrachtung mit Aussicht auf Erfolg auftreten darf. Da der Sacculus der Fische bei Amphibien vorkommt, bei denen eine Andeutung der Schnecke nachgewiesen ward (s. Deiters, A. A. Ph. 1862), so kann er nicht der Schnecke selbst entsprechen, wie früher von Huschke u. A. in neuerer Zeit auch von Reissner angenommen ward. Da der Schneckencanal der Säugethiere mit dem Sacculus des Vorhofs in Verbindung steht, so würde letzterer bei Vergleichung mit dem Verhalten der Amphibien sich als ein anderes Gebilde herausstellen, welches mit dem Sacculus der Fische nicht zusammengestellt werden konnte. Es ist daher gewiss richtiger, wenn Hasse in einer Ausbuchtung (Cysticula nach Breschet) des Sacculus der Fische die erste Sonderung einer Schnecke sieht (Würzb. Verhandl. 1868), ungeachtet der eigenthümlichen Lagerung, die von jener der höheren Abtheilungen abweicht. In letzterer Beziehung ergeben sich bei Amphibien und Reptilien Uebergangszustände. Für die äusseren Verhältnisse der Saugethierschnecke ist die Verschiedenheit ihrer Windungen hervorzuheben. Nur $1^1/_2$ besitzt Erinaceus, 2 Phoca; etwas mehr bieten viele Wiederkäuer dar, dann Kameele, Pferd und Elephant, auch viele Edentaten. $2^1/_2$ besitzen die Chiropteren, dann die Affen wie der Mensch. 3 Windungen finden sich bei den meisten Carnivoren; nahezu 4 beim Schweine, dann 4 vollständige bei Cavia und Dasyprocta, woran sich Coelogenys mit der grössten Zahl (5 Windungen) anschliesst. Während das Verhalten der Schnecke bezüglich der Zahl ihrer Windungen innerhalb der grossern Abtheilungen gleich bleibt, bietet sie bei den Marsupialien die grössten Verschiedenheiten dar (die Känguruhs besitzen nur $2^1/_2$, Didelphys fast 4 Windungen).

Ueber die Formverhältnisse des Labyrinthes vergl. ausser den Schriften von Scarpa, Comparetti, E. H. Weber und Breschet die Beschreibungen von Hyrtl: Vergl. anat. Untersuch. über das innere Gehörorgan der Säugethiere. Prag 1845. Claudius, das Gehörlabyrinth von Dinotherium. Kassel 1864. — Mit Rücksicht auf feinere Structurverhältnisse Windischmann, De penitiori auris in amphibiis structura. Lips. 1831. — Viele anatomische Angaben gibt über alle Abschnitte des Gehörorgans: Claudius: Physiol. Bemerkungen über das Gehörorgan der Cetaceen. Kiel 1858.

Für das Histiologische, namentlich mit Beziehung auf die Endigungsweise des Acusticus s. vorzüglich M. Schultze, A. A. Ph. 1858. S. 343. Ferner Hasse (Vogelschnecke) Z. Z. XVII. Derselbe (Gehörorgan der Fische) Z. Z. XVII und XVIII.

§ 225.

Mit dem Hörorgane setzen sich von den Visceralbogen gebildete Theile in Zusammenhang. Die erste Visceralspalte, welche bei Fischen (Selachiern und Ganoiden) zwischen dem oberen Theile des Kiefer- und des Zungenbeinbogens gelagert, als »Spritzloch« fortbesteht, tritt von den Amphibien an in nähere Beziehung zum Labyrinthe, indem sie an der von der aufgeführten Oeffnung durchbrochenen knöchernen Labyrinthwand vorüberzieht. Sie gestaltet sich zu einem Hohlraume, der an seinem weiteren, von jenem Theile der Labyrinthwand median begrenzten Abschnitte als **Paukenhöhle**, an dem in die primitive Mundhöhle führenden Stücke, welches von letzterer her in die Paukenhöhle sich ausstülpt, als **Tuba Eustachii** bezeichnet wird.

Eine offene, dem Verhalten des Spritzloches ähnliche Communication von aussen nach innen besteht bei Allen während des ersten Entwickelungszustandes. Dann bildet sich jedoch durch Wucherung der Wandung ein Verschluss der Visceralspalte, der zu verschiedenen Zuständen führt. Bei den Cöcilien und den Urodelen bleibt der Raum der Spalte geschlossen, es fehlt eine Paukenhöhle sowie eine Fortsetzung derselben in die Mundhöhle. Die Anuren schliessen sich mit einer Abtheilung hieran an (Pelobatiden), indem bei diesen nur Andeutungen einer Ausstülpung der Rachenhöhlenschleimhaut gegen jene der Paukenhöhle entsprechende Stelle vorkommen. Dagegen setzt sich diese Ausstülpung bei den meisten Anuren weiter fort, und führt in eine Paukenhöhle, welche nach aussen durch das Trommelfell abgeschlossen wird. Bei den Reptilien fehlt den Schlangen und Amphisbänen die Paukenhöhle, und bei Chamäleo ist zwar die mit der Rachenhöhle verbundene Paukenhöhle vorhanden, allein es fehlt das Trommelfell, welche Theile bei den übrigen Reptilien wie bei den Vögeln vorkommen. Die innern Oeffnungen beider Tuben sind bei Crocodilen und Vögeln in einen gemeinsamen Canal vereint, was unter den Amphibien bereits bei Pipa der Fall ist. Für die Säugethiere sind wieder ähnliche Verhältnisse maassgebend. Die stets getrennt ausmündende Tuba führt in eine verschieden weite Paukenhöhle, die durch ein Tympanum nach aussen abgeschlossen ist. Wie die Bildung der Paukenhöhle durch Vorwachsen der Pharyngealschleimhaut in den anfänglich von der ersten Visceralspalte eingenommenen Raum vor sich geht, so dass erstere wie eine Ausbuchtung der Rachenhöhle sich darstellt, so können von der Paukenhöhle aus neue in andere Theile eindringende Räume entstehen, die jedoch eine untergeordnete Bedeutung besitzen. Crocodile und Vögel, auch Säugethiere sind mit solchen versehen.

Die mit der knöchernen Labyrinthwand in Verbindung tretenden Theile des Visceralskelets setzen einen besonderen Apparat zusammen, den der Gehörknöchelchen. Der oberste Abschnitt des zweiten Visceralbogens — der bei Fischen das Hyomandibulare vorstellte — bildet einen die Fenestra ovalis verschliessenden, dort mittelst eines Ringbandes befestigten Skelettheil, der sich von dem folgenden Abschnitte getrennt hat. Bei den Urodelen ist jenes Verschlussstück entweder ein plattes Knöchelchen (Operculum), das mit einem Bande zum Palato-Quadratum zieht, oder es besitzt einen stielartigen Fortsatz. Bald ist das Operculum knorpelig und sein Stiel knöchern (Siredon), bald trifft sich das umgekehrte Verhalten (Menopoma). Beide Theile sind bei den Cöcilien verknöchert. Aehnlich verhalten sich die Schlangen, wo (bei den Eurystomata) ein Knochenstückchen (Columella) sich zum Quadratbein erstreckt.

Beim Auftreten eines Trommelfells geht die Columella mit diesem eine Verbindung ein, indem deren knorpeliges Ende in jenes sich einsenkt. Die Auskleidung der Paukenhöhle umfasst dann einen Theil der Columella, und lässt letztere in verschiedenem Grade in der Paukenhöhle gelagert erscheinen. Diese Einrichtungen beginnen mit den Anuren, und finden bei Sauriern, Cheloniern, Crocodilen und Vögeln (Fig. 254) eine weitere Ausbildung. Wesentlich äussert sich diese durch die Ausdehnung der Paukenhöhle über

die Columella (*c*) hinaus. Die letztere stellt ein besonderes, bei Schildkröten sehr langes, dünnes Knochenstück vor, dessen der Fenestra ovalis angepasste Platte das eine Ende bildet. Mit zwei Schenkeln verbindet sich der Stab der Columella mit seiner Platte bei einigen Vögeln (Dromaeus), während er sonst einfacher ist oder gegen die Platte zu nur eine Verbreiterung aufweist.

Fig. 255.



Für die Säugethiere haben die Verhältnisse der Columella gleichfalls noch ihre Geltung, mit der Modification jedoch, dass sie sich niemals direct ans Trommelfell befestigt, sondern immer mit anderen Skelettheilen in Verbindung steht. Man bezeichnet sie hier als Stapes. Die Gestalt derselben ist bei Monotremen und bei manchen Beutelthieren reptilienartig. Bei den monodelphen Säugethieren waltet die Spaltung in zwei die Platte tragende Schenkel vor. Die anderen Gehörknöchelchen werden durch Residua der Skelettheile des ersten Visceralbogens gebildet. Das hintere Ende des Palato-Quadratknorpels, welches bereits bei Reptilien und Vögeln das Quadratum hervorgehen liess, stellt den Ambos (Incus) vor, mit welchem ein zweites aus dem primitiven Unterkiefer entstandenes Stück, der Hammer (Malleus) articulirt. Letzterer fügt sich mit einem stielartigen Fortsatze dem Trommelfell ein, der Ambos dagegen schickt einen Fortsatz zum Steigbügel, um sich, häufig mit Dazwischentritt eines kleineren Knochenstückchens (Ossiculum lenticulare), mit dem Stiele desselben zu verbinden. Was vorher einfacher durch die Columella allein, wird hier durch sie und zwei andere Knochen bewerkstelligt: eine Verbindung des Tympanum mit der Fenestra ovalis. Auch diese »Kette« von Gehörknöchelchen ist wenigstens zum grossen Theil in die Paukenhöhle gelagert, indem die vom Rachen her durch die Tuba sich fortsetzende Schleimhautauskleidung sie überzieht. Die Paukenhöhle selbst jedoch erhält eine andere Beziehung, da sie ausser der von der Labyrinthwand gebildeten Umgrenzung vorzüglich noch durch das Tympanicum gebildet wird, welches anfänglich als Rahmen für das Tympanum auftrat.

Eine Fortsetzung der Ränder der ersten Visceralspalte lässt das äussere Ohr hervorgehen. Bei Amphibien, Reptilien und Vögeln fehlen derartige Theile entweder vollständig, oder sie sind nur als vereinzelte, aus Anpassungen verschiedener Art entstandene Einrichtungen angedeutet. Eine solche kommt bei Crocodilen als eine das Trommelfell deckende, eine Knochenplatte umschliessende, Hautfalte vor, die bei manchen Vögeln (Eulen) durch eine bewegliche häutige Klappe vertreten ist. Durch eine von den das Trommelfell tragenden Schädelknochen ausgehende Vorsprungsbildung kommt das Trommelfell selbst, wie schon bei Sauriern, tiefer zu liegen, und so entsteht ein kurzer »äusserer Gehörgang«. Verschieden von diesem ist der äussere Gehörgang der Säugethiere, indem gerade sein tieferer Theil vom Tympanicum gebildet wird. Daran schliesst sich das den Monotremen fehlende äussere Ohr, welches mit knorpeliger Grundlage in

Fig. 255. Gehörorgan von *Strix flammea*. *a* Paukenring. *b* Trommelfell. *c* Columella. *d* Ende derselben. *e* Schnecke. *f g h* Halbkreisförmige Canäle. (Nach Hasse.)

einen engen knorpeligen Gehörgang übergeht. Der freie Theil des äusseren Ohres, die »Ohrmuschel«, bietet zahlreiche Modificationen, theils in der Gestaltung, theils in den Beziehungen zu einem Muskelapparate, durch welche die Muschel oder Theile von ihr bewegt werden können. Ausser den auch beim Menschen zuweilen noch sehr leistungsfähigen Muskeln, welche das gesammte äussere Ohr bewegen, finden sich noch Muskeln an dem Knorpel der Muschel selbst, welche theilweise (als rudimentäre Organe) noch dem Menschen zukommen. Einer grösseren Rückbildung erliegt das äussere Ohr bei den im Wasser lebenden Säugethieren. Reducirt bei Otaria, ist es bei anderen Pinnipedien ganz geschwunden, und ebenso verhalten sich die Sirenen und Walfische.

Die Entwickelung des »mittleren Ohrs« aus der ersten Visceralspalte kann nicht unmittelbar aus der ersten Kiemenspalte der Fische (Spritzloch) abgeleitet werden, denn die letztere als erste Visceralspalte bei allen höhern Wirbelthieren vorhanden, verschliesst sich und die Entstehung der Paukenhöhle ist ein secundärer Vorgang, der vorwiegend durch einen Resorptionsprocess und die Wucherung der Rachenschleimhaut ausgeführt wird. Die urodelen Amphibien repräsentiren diesen Zustand des Verschlossenbleibens, führen ihn sogar noch weiter, indem die bei den übrigen Wirbelthieren stets fortbestehende äussere Oeffnung der Visceralspalte völlig verschwindet, und von Muskeln und der Haut überlagert wird.

Die Befestigung des Trommelfelles geschieht auf mannichfaltige Art. Bei den Amphibien wird es von einem Knorpelrahmen umfasst, der an den Hinterrand des Palato-Quadratum stösst, zum kleinen Theile auch von dem als Tympanicum bezeichneten Knochen getragen wird. Eine Knorpelplatte stellt es bei den Aglossa vor. Bei den Sauriern ist das Trommelfell theilweise am Quadratum befestigt, in grösserem Umfang bei den Schildkröten. Das Quadratum bildet hier einen grossen Theil der Paukenhöhlenwand, und scheidet letztere in zwei, zuweilen (z. B. bei Chelydra) nur durch eine die Columella durchlassende Oeffnung verbundene Abschnitte, davon der äussere, durch das Tympanum abgeschlossen wird. Auch bei Crocodilen ist das Quadratum der umfänglichste Begrenzungsknochen der Paukenhöhle. Die Rolle des Tympanicum der Säugethiere als bedeutendes Wandstück der Paukenhöhle, beginnt erst bei den Monodelphen. Die Didelphen zeigen es mehr als Annulus tympanicus, oder es bildet noch den knöchernen Gehörgang, indess das Petrosum die Paukenhöhle umwanden hilft. Bei Insectivoren (Erinaceus, Sorex) und einigen Prosimien haben sich ähnliche Verhältnisse erhalten.

Bezüglich der Tuba Eustachii sind die bedeutendsten Modificationen bei den Cetaceen vorhanden, bei denen sie in bogenförmigem Verlauf in den Nasengang mündet, nachdem sie vorher durch Erweiterungen ein System lufthaltiger Räume dargestellt hat (Delphine). Bei den Einhufern verbindet sie sich mit einem an der Schädelbasis liegenden »Luftsack«.

Die Gestaltverschiedenheiten der Columella sind im Ganzen untergeordneter Art. Knorpelig bleibt die Platte bei Schlangen wie bei vielen Amphibien. Am verschiedensten zeigt sich das mit dem Trommelfell verbundene Ende, welches bald in einen Knorpelstreif ausläuft, bald mehrfach getheilt ist, letzteres z. B. bei Vögeln. Der aus der Columella entstandene Stapes der Säugethiere verliert seine Beweglichkeit bei Einhufern, Wiederkäuern, und bei dem amerikanischen Manati, indem er mit dem Rande der Fenestra ovalis verwächst, oder er ist äusserst fest damit verbunden (Cetaceen). Man mag hieraus ersehen, dass die »Gehörknöchelchen« nicht so ausschliesslich dem Hörorgane zugetheilt, oder nur in einer ganz bestimmten Function zu jenem Apparate stehende Bildungen sind. Auch aus Verwachsungen der andern Stücke geht eine Mannichfaltigkeit der Beziehungen hervor. Der ausnehmend starke lange Fortsatz des Hammers verschmilzt mit dem Tym-

panicum bei Echidna, auch der Ambos ist mit dem Hammer verbunden. Durch die beiden Schenkel des Stapes tritt bei vielen Saugethieren ein Ast der Carotis interna (Insectivoren, Chiropteren, viele Nager). Die Arterie durchsetzt hier häufig ein vom Steigbügel umfasstes Knöchelchen (Pessulus), welches auch ohne jene Beziehungen zur Arterie vorkommt, und dann solide erscheint. Vergl. über die Arterien der Paukenhohle: OTTO, N. A. A. L. XIII. I. HYRTL, Mediz. Jahrb. d. österr. Staates 1843. CALORI, Mem. dell' Acad. di Bologna. VII. An die Gehörknöchelchen inseriren sich mehrere Muskeln, welche aus der diese Skelettheile in ihrem früheren Zustande bewegenden Muskulatur abgeleitet werden müssen. Dies bildet noch eine Aufgabe der vergleichenden Anatomie. Mit der Columella der Chelonier ist ein Muskel in Zusammenhang gefunden worden. Er dürfte wohl dem M. stapedius der Säugethiere homolog sein. Ein anderer Muskel der letzteren ist der Tensor tympani, der zum Hammer verlauft.

Ueber die Paukenhohle und das äussere Ohr s. BUCHANAN, Physiol. Illustr. of the organ of hearing London 1828. Auch BRESCHET, Rech. anat. et phys. sur l'organe de l'ouie. Paris 1836. HAGENBACH, die Paukenhohle der Saugethiere. Leipz. 1835. u. A. A. Ph. 1844. S. 46. HYRTL, D. W. I. 1849.

Organe der Ernährung.

Verdauungsorgane.

Darmcanal.

§ 226.

Der Darmcanal der Wirbelthiere bildet ein ausserhalb des Axenskeletes verlaufendes Rohr, welches bei der ersten Anlage des embryonalen Körpers vom inneren Keimblatte (dem Darmdrüsenblatte REMAK's) und einem inneren Abschnitte (Darmfaserblatt R.) des mittleren Keimblattes dargestellt wird. Durch jene Sonderung des mittleren Keimblattes entsteht zugleich die allgemeine Leibeshöhle (Pleuro-Peritonäalhöhle), in welcher das primitive Darmrohr verläuft. Anfänglich, wenigstens bei den höheren Wirbelthieren, geschlossen, bilden sich erst secundär, am vorderen und hinteren Ende Communicationen nach aussen, indem zuerst von aussen her Einbuchtungen nach innen wachsen, in deren Grunde schliesslich Durchbrechungen stattfinden. An diesem primitiven Darmrohre gehen Differenzirungen vor sich, und zwar treffen wir zunächst auf die Scheidung in zwei grössere Abschnitte, von denen der hintere durch die Visceralhöhle verlaufende das eigentliche Darmrohr bildet.

An dem primitiven Darmrohr fungirt der vorderste Abschnitt, von den Visceralbogen umfasst, als Athmungsorgan, indem an jenen Bogen respiratorische Apparate von Seite des Gefässystems zu Stande kommen. Dieser Abschnitt gehört somit nicht ausschliesslich den Verdauungsorganen an, wenn er auch zur Einführung der Nahrung verwendet wird. Er stellt eine Athemhöhle vor, in deren Grunde erst der eigentliche Nahrungscanal beginnt, und hierin zeigt sich eine Verwandtschaft mit den Tunicaten. Bei den Acrania umfasst diese respiratorische Vorkammer des Darmrohrs

einen ansehnlichen Abschnitt (Fig. 256. *d*). Beschränkt wird dieser Raum bei den Cranioten. Er behält die Beziehung zur Athmung nicht blos bei den Fischen und Amphibien, sondern zeigt auch noch bei den höheren Wirbelthieren die gemischte Function, denn bei den letzteren stehen gleichfalls Respirationsorgane (als Lungen) mit ihm in Zusammenhang.

Fig. 256.



Diese Eingangshöhle des Darmrohrs, welche wir als **primitive Mundhöhle** bezeichnen wollen, erstreckt sich bei den Fischen und Amphibien längs der Basis des Schädels, sie wird vom Visceralskelete umfasst, und geht bei den Uebrigen mehrfache wichtige Veränderungen ein. Von diesen ist die Scheidung der Nasenhöhle hervorzuheben. Die primitive Mundhöhle wird mit Entwickelung des Gaumens in zwei Etagen zerlegt, von welchen die obere durch die sich entwickelnde Nasenscheidewand in zwei seitliche Räume geschieden (vergl. oben § 221) die Nasenhöhle vorstellt, indess die untere die secundäre Mundhöhle bildet, die durch den Gaumen von der Schädelbasis getrennt ist. Dieser Scheidungsprocess beginnt bei den Reptilien, wo er bei Schlangen und Eidechsen minder weit vorschreitet als bei Schildkröten und endlich bei Crocodilen. Bei den Säugethieren besteht gleichfalls anfänglich die primitive Mundhöhle, ähnlich wie bei Fischen und Amphibien, aber die während der embryonalen Entwickelung auftretende Bildung des Gaumens lässt die Scheidung in die zwei Abschnitte vollkommen erfolgen. Als Rest des ursprünglichen gemeinsamen Raumes besteht nur ein hinterer Abschnitt, der Pharynx, in welchem Mund- und Nasenhöhle zusammentreten. Die Mundhöhle wird dabei noch vollständiger abgegrenzt durch die Bildung eines vom hinteren Rande des Gaumengerüstes entspringenden, muskulösen Apparates, des **Gaumensegels**, von dem eine mediane Verlängerung als **Uvula** nur den Affen und dem Menschen zukommt.

Die Mundhöhle der Säugethiere ist in Folge jener Sonderungen nur ein Theil der primitiven Mundhöhle, aus welcher drei unter einander communicirende Abschnitte hervorgehen.

Bei **Amphioxus** entsteht die Darmanlage durch eine von aussen nach innen tretende Einstülpung, ähnlich wie bei vielen Wirbellosen, und die bei dieser Anlage sich bildende Communication nach aussen ist nicht die Mundöffnung, sondern wandelt sich

Fig. 256. *Amphioxus lanceolatus* $2^1/_2$ mal vergrössert. *a* Mundöffnung von Cirrhen umgeben. *b* Afteröffnung. *c* Abdominalporus. *d* Kiemensack. *e* Magenartiger Abschnitt des Darms. *f* Blinddarm. *g* Enddarm. *h* Leibeshöhle. *i* Chorda dorsalis, unter welcher fast in der ganzen Länge die Aorta verläuft. *k* Aortenbogen. *l* Aortenherz. *m* Anschwellungen der Kiemenarterien. *n* Hohlvenenherz. *o* Pfortaderherz. (Nach Quatrefages.)

zur Analöffnung um. Die Anlage des Darmrohrs der Cranioten ist somit anscheinend bedeutend verschieden; aber dennoch sind Anhaltepuncte für Vergleichungen nachweisbar. Bei Cyclostomen und Amphibien umschliesst die Darmanlage einen grossen Theil des bei der Dottertheilung gebildeten Zellenmaterials (Drüsenkeim, Remak, Dotterkern M. Schultze). Eine primitive mit einer Oeffnung ausmündende Darmhöhle kommt jedoch auch hier, wenigstens bei Cyclostomen vor, und die Oeffnung liegt später am hintern Körperende und entspricht dem After. Bei den Amphibien ist ein ähnliches Verhalten zu erkennen, denn es bildet sich gleichfalls eine mit der spätern Afteröffnung zusammenfallende Stelle (die Rusconi für den After hielt) sehr frühzeitig und diese scheint ebenfalls in eine primitive Darmhöhle zu führen, wenn dieselbe sich auch später wieder nach aussen schliesst. Bei den Cyclostomen (Petromyzon) erstreckt sich die primitive Darmhöhle allmählich gegen den Kopftheil des Embryo, doch bleibt noch unermittelt, ob sich die Continuität mit der Analöffnung erhält, sowie auch für die Amphibien noch viele bezüglich der Darmanlage der Feststellung harrende Puncte vorhanden sind.

Doch ist bereits so viel sicher, dass Verknüpfungen mit der Anlage des Darmrohrs bei Amphioxus nicht zu verkennen sind, und dass, wenn auch bei den höheren Wirbelthieren allmählich andere Momente in den Vordergrund treten, diese den ursprünglichen ererbten Entwickelungsgang nicht sofort verdrängen. Der grosste Einfluss auf Modificationen der Darmanlage scheint aus den Beziehungen des Eies zur Embryonalanlage hervorzugehen, und von einer Vermehrung des Dottermaterials abzuhängen. Wenigstens treffen wir von da an keine mit der Bildung des Afters beginnende Darmanlage.

Bei den Selachiern umwächst die Darmanlage den Dotter, aber nur der unter dem Axenskelete der Embryonalanlage befindliche rinnenförmige Theil wandelt sich in den Darm um, und schliesst sich allmählich gegen den übrigen dotterführenden Theil ab, welch letzterer dann wie ein Anhang des Darms erscheint und als Dottersack bezeichnet wird. Anfänglich ausserhalb des Körpers gelagert und nur durch einen Stiel mit dem Darm in Verbindung (äusserer Dottersack) wird er allmählich in den Leib aufgenommen (innerer Dottersack). Ein durch geringere Quantität des als embryonales Ernährungsmaterial fungirenden Dotters charakterisirtes Verhalten bieten die Teleostier (und Ganoiden?) dar. Der voluminösere Dotter des Eies der Reptilien und Vögel bedingt einen ähnlichen Gegensatz zwischen Darmcanal und Dottersack, und darin, dass auch bei den Säugethieren, bei noch bedeutenderer Reduction des Eimaterials, die Darmanlage sich von der hier den Dottersack repräsentirenden Keimblase abschnürt, liegt ein Grund, diese Einrichtung von einem Zustande abzuleiten, der durch reicheres Dottermaterial ausgezeichnet war. In der Entwickelung der Frucht im mütterlichen Organismus, und in der mehr oder minder innigen Verbindung der Frucht mit dem Uterus ist die den Mangel eines reichlichen Dottermaterials compensirende Einrichtung zu suchen. Vom Dottersack der Reptilien und Vögel hat sich bei den Säugethieren nur die Wandung oder die Hülle erhalten (Nabelbläschen). Näheres über die Beziehung des Darmcanals zum Dottersacke s. bei Oken und Kieser, Beiträge z. vergl. Zoologie, Bamberg u. Würzb. 1806. Ferner in den Schriften von v. Baer, Rathke, Bischoff und Remak. Bezügl. der Selachier, vgl. J. Müller, Abhandl. d. Berl. Acad. 1840.

Die Darmwand setzt sich, von Amphioxus abgesehen, durchgehend aus zwei Schichten (Muskelhaut und Schleimhaut) zusammen und wird mehr oder minder vollständig vom Peritonaeum überkleidet. Die Muskelhaut aus einer äusseren Längs- und einer inneren Ringfaserschichte vorgestellt, besteht aus glatten Faserzellen. Eigenthümlicher Weise wird sie bei Tinca durch quergestreifte Fasern gebildet, die sonst nur eine verschieden lange Strecke herab am Oesophagus sich vorfinden.

Die den Darm umgebende Leibeshöhle ist nicht überall abgeschlossen. Sie besitzt bei Fischen Oeffnungen nach aussen. Ein Porus abdominalis besteht bei Cyclostomen. Paarige an der Seite des Afters gelegene Pori abdominales kommen den Selachiern zu,

ebenso manchen Ganoiden, ein unpaarer besteht bei Lepidosiren (L. annectens). Bei den Crocodilen kommen zwei Peritonaalcanäle vor, die in der Cloake ausmünden. An ähnlicher Stelle, aber in die Begattungsorgane sich fortsetzend, finden sich blindgeschlossene Canäle bei Schildkröten. Die morphologische Bedeutung dieser Communicationen ist noch nicht festgestellt.

Wimperbekleidung der Peritonäalhöhle ist bei Fischen wie auch bei Amphibien an bestimmten Stellen beobachtet. Sie scheint auch den Reptilien nicht zu fehlen. Eine Wimperauskleidung des Darmrohrs findet sich bei Amphioxus, bei Amphibien besteht sie während des Larvenzustandes und wird bei den Anuren später auf die Mundhöhle beschränkt.

Im Verhalten des Einganges zur Mundhöhle ergeben sich drei verschiedene Zustände. Der erste ist bei Amphioxus gegeben, wo der Eingang von Cirrhen (Fig. 256. *a*) mit knorpeligen Stützstäbchen umstellt ist. Die zweite Form wird durch die Cyclostomen repräsentirt, deren Mund eine Art von Saugorgan bildet. Die dritte Form ist bei den übrigen Wirbelthieren vorhanden, deren Mundränder vertikal gegen einander wirkende Kiefer bilden (Gnathostomen). Bei diesen ist es anfänglich das nur vom Integumente bekleidete Kieferskelet, welches die Begrenzung vorstellt, mit zahlreichen Modificationen sowohl der von letzterem beherrschten Formverhältnisse als auch der Textur der das Kiefergerüste bedeckenden Haut. Bis zu den Säugethieren wird die Begrenzung fasst ausschliesslich und unmittelbar von den Kieferrändern selbst gebildet, unter den Säugethieren auch noch bei den Monotremen, sowie bei den Cetaceen. Bei den übrigen kommt Lippenbildung zum Vorschein, für welche ein Theil der Gesichtsmuskulatur eine Unterlage abgibt. Dadurch entsteht ein vor der Mundhöhle gelegener Raum, das Vestibulum oris. Ausbuchtungen dieses Raumes nach den Seiten bilden die sogenannten »Backentaschen« mit denen einige Beutelthiere, viele Nager und Affen ausgestattet sind.

Die hintere Abgrenzung der Mundhöhle durch den weichen Gaumen bietet zahlreiche Abänderungen. Die eigenthümlichsten bestehen bei den Cetaceen, wo der weit aufwärts zu den Choanen ragende Kehlkopf die Schlundenge in zwei seitliche Hälften theilt. An den Seiten des Gaumensegels findet sich ein drüsiger, aber wohl dem Lymphgefässystem zugehöriger Apparat, die Tonsillen. Ueber deren Formen und Anordnung vergl. Asverus (Acad. Leop. Carol. XXIX).

Aussackungen der Mundhöhle kommen bei Amphibien vor, im sogenannten Kehlsacke der Anuren (von Fröschen R. esculenta).

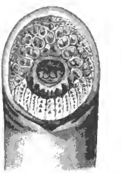
Organe der Mundhöhle.

§ 227.

In der Mundhöhle entstehen mannichfache, theils direct, theils indirect auf die Functionen des Darmcanals sich beziehende Organe, die zuweilen schon am Eingange der Mundhöhle vorkommen. Von diesen sind zunächst die auf Zerkleinerung der Nahrung wirkenden Zahnbildungen aufzuführen, von denen die durch Modificationen der Epithelien entstehenden Einrichtungen unterschieden werden müssen. Die letzteren liefern durch Abscheidung Substanzen von hornartiger Beschaffenheit. Die saugnapfartig gestaltete Mundöffnung der Cyclostomen (Fig. 257) ist mit solchen Cuticulargebilden, den sogenannten »Hornzähnen« besetzt, sowie auch solche noch an einem zungenartigen Organe dieser Thiere vorkommen. Aehnliche Belege der Kieferränder bestehen auch bei Amphibien, allerdings meist nur im Larvenzustande als vorübergehende Bildungen (Anuren), bleibend bei Siren. Sie

werden bei ersteren durch zahlreiche dicht nebeneinander gestellte Zähnchen gebildet. Von diesen nur auf dem Epithel entstehenden Gebilden sind die durch Epithelzellen selbst dargestellten hornigen Ueberzüge der Kieferränder zu unterscheiden, wie sie bei Schildkröten, Vögeln und bei den Monotremen im Zusammenhange mit dem hier vorhandenen Mangel wirklicher Zähne als compensatorische Einrichtungen bestehen. Dieser Mangel von Zähnen muss jedoch aus einer Rückbildung abgeleitet werden, und die Ausstattung der Kiefer mit Zähnen ist als ursprüngliches Verhalten anzusehen. Dies beweisen die wenn auch seltenen Fälle, wo während des Embryonalzustandes ein vorübergehendes Auftreten von Zähnen beobachtet ist, wie bei Trionyx unter den Schildkröten.

Fig. 257.



Die wahren Zähne werden stets von der Schleimhaut der Mundhöhle gebildet; bezüglich ihrer Verbreitung ist beachtenswerth, dass bei den Selachiern die Schleimhautauskleidung bis weit gegen den Schlund dieselben Schüppchen besitzt, die das äussere Integument dieser Fische charakterisiren. Zuweilen sind diese Knochenschüppchen nur auf einzelne Strecken beschränkt, zuweilen in grosser Ausdehnung bis auf die Ränder der Kiemenspalten verbreitet. Diese Theile besitzen den gleichen Bau wie die eigentlichen Zähne, welche nur auf den Kieferstücken sich bilden, aber in gleichem Verhalten zur Schleimhaut stehen (Fig. 258. *A*). Die Zähne der Selachier erscheinen dadurch als Differenzirungen einer vom Integumente her in die Wandungen der Mundhöhle sich fortsetzende Bildung. Während die Knochenschüppchen an anderen Regionen unansehnlich bleiben, entfalten sie sich längs der Kiefer zu Zahnreihen, die in jüngeren Zuständen mit jenen Schüppchen des Integumentes bedeutend übereinstimmen. Die Verbreitung einer die Ansätze zur Zahnbildung tragenden Haut über Strecken, denen bei den Selachiern die Zahnbildung abgeht, ist von Wichtigkeit für die Erklärung einer grösseren Ausbreitung der Zahnbildungen bei den Ganoiden und Teleostiern. Die bei Selachiern nur durch unansehnliche Schüppchen ausgezeichneten Stellen zeigen die letzteren als voluminösere Gebilde, als Zähne, und so trifft es sich, dass die bei Selachiern in vollkommener Ausbildung nur auf die Kiefer beschränkten Gebilde bei Ganoiden und Teleostiern an sehr verschiedenen Begrenzungsflächen der Mundhöhle vorkommen. Ausser den Kieferknochen können die Gaumenbeine, der Vomer, das Parasphenoid, endlich das Zungenbein und die Kiemenbogen Zähne tragen. Von letzteren ist es vorzüglich der hinterste, dessen Hälften auf einfache Platten reducirt sind, an denen Zahngebilde verbreitet vorkommen (s. Fig. 213). Auch an den dorsalen Stücken der Kiemenbogen (Ossa pharyngea sup.) finden sich fast immer Zähne vor. Bezüglich der Formen der Zähne herrscht die ausserordentlichste

Fig. 257. Mundöffnung von *Petromyzon marinus* mit den »Hornzähnen«. (Nach HECKEL und KNER.)

Mannichfaltigkeit. Schon bei den Selachiern sind sie nicht unbedeutend von einander verschieden, doch finden sich von den lanzettförmigen, etwas gebogenen Zähnen der Lamnae bis zu den breiten massiven Platten von Heterodontus oder einzelnen Rochen, alle Uebergänge vor. Die Zähne werden hier beständig neu erzeugt. Hinter den im Gebrauche befindlichen stehen ganze Reihen von Ersatzzähnen, die allmählich an die Stelle der ersteren treten (Fig. 258. *A*).

Noch verschiedenartiger verhalten sich die Zähne der Ganoiden und Teleostier, wo die auf den Seiten der Kiemenbogen sitzenden mehr als ein Gitterwerk fungiren, welches den Austritt festerer Theile durch die Kiemenspalten verhütet. Die Anpassung an die verschiedenen äusseren Lebensbedingungen spielt auch hier eine wichtige Rolle. Bei den Amphibien finden sich noch am Gaumenbein und Vomer Zähne, seltener am Parasphenoid; Gaumenzähne und Zähne am Pterygoid bestehen bei den Reptilien nur bei Schlangen und Eidechsen, während bei den Crocodilen die Zahnbildung wie bei den Säugethieren auf die Kieferknochen beschränkt ist.

Wie die Zähne unabhängig von den unter ihnen befindlichen Skelettheilen stets in dem Schleimhautüberzuge derselben ihre Entstehung nehmen, so bieten sie in den unteren Abtheilungen auch nur lose Verbindungen dar.

Fig. 258.

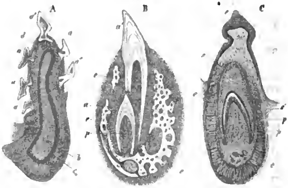


Fig. 258. Verhalten der Zahnbildung bei Fischen, Reptilien und Säugethieren. Senkrechte Durchschnitte durch Unterkiefer. *A* Von einem jungen *Acanthias*. *B* Von einem jungen *Alligator*. *C* Von einem *Hunde*-Embryo. *A a* Junge Zähne, unter dem untersten einige zur Zahnbildung bestimmte Schleimhautpapillen, mit einer Epithelschichte überdeckt, die an den übrigen Theilen der Figur weggelassen ist. *a'* In Gebrauch befindlicher Zahn. *a''* An die Vorderfläche des Kiefers gerückte ältere Zähne. *b* Knorpeliger Kiefer. *c* Kalkplättchenschichte des Kieferknorpels. *d* Schleimhaut. *B a* Junger Zahn auf einer gefässführenden Schleimhautpapille *p*. *a'* Aelterer aus dem Kiefercanale vorragender Zahn, an dessen Wurzel ein Stück resorbirt ist. *e e e* Theile des knöchernen Unterkiefers (das grössere Stück gehört dem Dentale an). *C e* Kieferrand mit einer verdickten Epithelschichte. *e* Kieferknochen. *p* Gefässhaltige Zahnpapille, auf welcher eine Epithellage *p'* mit einer Schichte Zahnbein sich findet. *s* Schmelzorgan, das sich gegen die Zahnanlage mit einer Epithelschichte *s'* abgrenzt, unter welcher eine der Zahnbeinschichte aufsitzende Schmelzlage unterscheidbar ist.

Bei den Selachiern sind sie sogar theilweise beweglich. Bei den meisten Fischen behalten sie die oberflächliche Lagerung, und wo festere Verbindungen zu Stande kommen, gehen diese meist aus Verschmelzungen hervor. Die Zähne verwachsen mit den betreffenden Skelettheilen. Solches trifft sich auch noch bei den Amphibien, während bei den Reptilien bald blosse Anlagerungen (Pleurodonte Saurier), bald Einsenkungen der sich entwickelnden Zähne in die betreffenden Kieferstücke stattfinden. Bei einem Theile der Saurier sind die Zähne dem Kieferrande angefügt (Acrodonte Saurier). Bei anderen, z. B. den Geckonen, auch bei Schlangen, stets aber bei den Crocodilen, werden die sich bildenden Zähne von Kieferrändern theilweise umwachsen und somit in Alveolen eingebettet (Fig. 258. *B*). Bei den Säugethieren besteht ein ähnlicher Vorgang. Eine in die Schleimhaut des Kieferrandes einwachsende Epithelialmasse (Fig. 258. *C. s*) umschliesst kappenförmig eine Papille (*p*), auf welcher die erste Zahnanlage erfolgt; indem diese ein »Zahnsäckchen« darstellende Bildung vom Kiefer umwachsen wird, nimmt der Zahn seine ganze Differenzirung innerhalb des Kiefers, um erst mit seiner allmählichen Ausbildung die Schleimhaut zu durchbrechen, von welcher das ihn erzeugende Säckchen sich abgeschnürt hatte.

Die Gestaltung der Zähne bietet ausserordentlich verschiedene Verhältnisse, so dass von breiten plattenartigen Gebilden bis zu langen und feinen stachelartigen Formen alle Uebergangszustände bestehen; besonders bei den Fischen herrscht diese Verschiedenheit, so zwar, dass die einzelnen Zahngruppen bei demselben Thiere mannichfaltige Formen besitzen. Eine grössere Gleichartigkeit in der äusseren Gestalt bieten die Zähne der Amphibien, die wenigstens bei den lebenden Formen meist einfach konisch gestaltet sind. Unter den Reptilien bieten dann wieder die Saurier grössere Differenzen, auch theilweise die Schlangen, bei denen eine Abtheilung eine Verbindung gewisser Zähne mit einem besonderen Drüsenapparate besitzt. Konische Form der Zähne herrscht auch bei den Crocodilen, bei welchen unter den bereits gebildeten Zähnen stets neue, von den älteren scheidenartig bedeckte entstehen.

Bei den Säugethieren tritt durch die oben erwähnte Abschnürung eines in das Zahnsäckchen eingehenden Theiles des Kieferepithels ein neues Organ auf, welches über dem von der Zahnpapille abgesonderten die Grundlage des Zahns darstellenden Zahnbein eine besondere Schichte, die Emailsubstanz abscheidet, welche die Krone des Zahns überzieht. Zugleich tritt bei den Säugethieren eine grössere Verschiedenheit an einzelnen Zähnen hervor, so dass das gesammte Gebiss mannichfache Zahnformen einschliesst. Diese theilen sich dann wieder in verschiedene Leistungen bei der Bewältigung der aufzunehmenden Nahrung und bieten zahlreiche, nach der Art der Nahrung wechselnde Eigenthümlichkeiten; nur bei den Delphinen bleibt der niedere Zustand der Gleichartigkeit aller Zähne fortbestehen.

Ein Wiederersatz der verbrauchten und dann ausfallenden Zähne wird bei den Fischen durch fortgesetzte, neben den alten auftretende Neubildungen eingeleitet. Die Zahnbildung wird damit zu einem durch das ganze Leben des Thieres fortlaufenden Vorgange. Auch bei den Amphibien kommt noch ein

ähnliches Verhalten vor, und bei den Reptilien treffen wir gleichfalls neue Folgen von Zähnen, deren bereits bei den Crocodilen gedacht ward, so dass also eine continuirliche Neubildung das Gebiss vollständig erhält. Ein ähnlicher Vorgang beschränkt sich bei den meisten Säugethieren auf einen nur einmaligen Wechsel, indem das erste Gebiss (Milchzahngebiss) durch ein zweites an Zahnen reicheres später ersetzt wird. Dieser Vorgang erstreckt sich jedoch nicht auf das ganze Gebiss, indem meist die hintersten Zähne sich davon ausschliessen. Eines solchen Zahnwechsels entbehren die Cetaceen und Edentaten, die man als Monophyodonten den anderen, Diphyodonten, gegenüberstellt. Zwischen beide Abtheilungen stellen sich die Beutelthiere, bei denen das diphyodonte Verhalten nur rudimentär ist, indem es sich auf jeder Kieferhälfte auf einen einzelnen Zahn beschränkt. Aehnliches bietet sich auch bei manchen Anderen, wie z. B. beim Elephanten und beim Dugong dar, sowie sich auch die Nagethiere hier anreihen lassen, insofern deren Schneidezähne ohne Vorläufer sind. Dadurch verknüpfen sich beide Reihen und der Zahnwechsel der Säugethiere kann im Vergleiche zu dem Verhalten der Reptilien nur als ein analoger Vorgang betrachtet werden, der aus einem den Ausgang bildenden monophyodonten Zustand sich entwickelt hat.

Die zahnartigen Cuticularbildungen der Cyclostomen erinnern an Zustände, die bei Wirbellosen verbreitet vorkommen. Wie bei diesen solide Gebilde entstehen, kommen sie in der Regel durch Abscheidungen zu Stande, ohne dass Zellen in sie eingehen. Diese Gebilde der Cyclostomen sind bei den Myxinoiden nur in geringer Zahl vorhanden. Sie besitzen einen gekrümmten Hornzahn am Dache des Mundhöhleneingangs, und dazu noch zwei zahntragende Platten auf dem als Zunge geltenden Apparate. Die Petromyzonten besitzen als »Zähne« viele konische Papillen, welche den trichterförmigen Mund ringsum besetzt halten (vergl. Fig. 257).

Die Hornbekleidung der Kiefer in den eben genannten Abtheilungen kann für jetzt nur als eine den einzelnen Abtheilungen selbständig zukommende Anpassungserscheinung angesehen werden. Derartige Epithelialgebilde spielen auch sonst an den Kieferrändern eine Rolle. Beträchtliche Verdickungen der Epithelialschichte, zeigt die Schleimhaut der Kieferränder (Fig. 258. *C. e*) bei Saugethieren bis zum Durchbruch der Zähne. Bei mehreren Edentaten bleibt diese Schichte an den zahnlosen Stellen der Kiefer in hornartiger Verdickung bestehen. Massenentfaltung von Hornsubstanz bieten die Kiefer der Balänen dar. Bei allen ächten Cetaceen entwickelt sich während des Fötalzustandes eine grosse Anzahl von Zähnen (gegen 100) in Ober- und Unterkiefer, bei den Delphinen bleiben sie bestehen und bilden das reiche Gebiss dieser Thiere, jedoch bei einigen (z. B. Hyperoodon) werden nur wenig Zähne bleibend getroffen, und beim Narwal bleibt von zwei Zähnen des Zwischenkiefers nur einer, der zu dem langen von rechts nach links gewundenen Stosszahn auswächst. Die gleich wie bei den Delphinen zahlreichen Zahnanlagen der Balänen werden frühzeitig abortiv (Geoffroy St. Hilaire, Ann. du Muséum X, Eschricht, op. cit.) und an den Rändern des Oberkiefers entstehen epitheliale Wucherungen, aus denen die Barten hervorgehen. Sie bestehen aus parallel aneinander gereihten Hornplatten, in deren Basis von der Schleimhaut her gefässreiche Fortsätze (Falten, oder zottenartige Bildungen) eindringen, und die Matrix der Hornplatten vorstellen. Die Substanz der letzten sondert sich in eine (wie es scheinen kann) anfänglich von Fortsätzen der Matrix durchzogene und dadurch röhrig erscheinende Markschichte, und eine mehr lamellös gebaute Rindenschichte. Zwar von der Bartenbildung verschieden, aber doch als Epithelialgebilde hieher gehörig können noch die »Kauplatten« erwähnt werden, welche bei Manatus und Rytina vorkommen.

Wenn bei den Säugethieren die Mundhöhlenschleimhaut mit der Epidermis verwandten Gebilden ausgestattet erscheint, so ist dieses aus gewissen Entwickelungsvorgängen erklärlich, indem die Mundhöhle durch eine vom Hornblatte ausgehende Einbuchtung entsteht, die anfänglich blind geschlossen, sich mit dem gleichfalls blind beginnenden Vorderende der primitiven Darmhöhle (Kopfdarmhöhle) verbindet. Eine ähnliche Bildung der Mundhöhle besteht auch bei andern Wirbelthieren, und das Einwachsen nicht blos des Hornblattes, sondern auch der Anlage des Corium wird bei Fischen sogar noch viel tiefer greifen müssen, wenn das Auftreten von Knochenschüppchen und die davon ableitbare Zahnbildung mit dem gesammten vom Visceralskelete umgürteten Abschnitte des Darmrohrs, auf eine Cutisbildung zu beziehen ist. Ausser der Uebereinstimmung des Baues der Zähne mit den Schüppchen der Selachier ist das Vorkommen von noch mehr an Zähne erinnernden Bildungen im Integumente dieser Thiere bemerkenswerth, wie z. B. die Zähne an der »Säge« von Pristis, und die Stachelgebilde im Integumente der Rochen.

Für die Verhältnisse der Zähne ergibt sich bei den Fischen die grösste Schwankung der Gestalt und des feineren Baues, obgleich streng genommen nur ein und dasselbe Gewebe dabei in Verwendung kommt. Da die Zähne sich hier fast beständig neu bilden, kommt es auch zu Verschiedenheiten der Bezahnung nach dem Alter des Thiers (z. B. bei Rochen). Für die Form des Zahnes ist in der Regel die Form der Zahnpapille maassgebend.

Die Mannichfaltigkeit der Form tritt bei den Amphibien zurück und ist auch bei Reptilien minder bedeutend. Die eigenthümliche Einschachtelung der Zähne der Crocodile ist von den bei den Sauriern vorhandenen Einrichtungen ableitbar. Bei Monitor liegt die älteste Reihe dicht an der Kieferwand an, nach innen und abwärts folgen jüngere Generationen, und zwar sind jedem ausgebildeten Zahne 2—3 auf verschiedenen Stufen stehende jüngere zugetheilt. Mit der Alveolenbildung entsteht bei den Crocodilen dasselbe Verhalten; allein der beschränkte Raum der Alveole lässt die Modification eintreten, dass die gleichfalls von innen her sich entwickelnden jüngeren Zähne sich dicht an die Wurzel der ausgebildeten lagern, woselbst Resorptionsvorgänge stattfinden (vergl. Fig. 258. *B*). Der neue Zahn bildet sich auch hier seitlich vom alten, und rückt erst nach und nach unter denselben, indem die ihn tragende Papille von der inneren Alveolenwand her einwächst. Modificationen speciellster Art stellen die durchbohrten Giftzähne der Schlangen vor, die aus Furchenzähnen entstehen. Eine längs der Oberfläche des Zahns verlaufende Furche bildet den Ausgangspunct. Indem an andern Zähnen die Furche tiefer wird und die Ränder sich allmählich gegeneinander legen, geht daraus ein mehr oder minder geschlossener Canal hervor, der also immer als eine von der Oberfläche her entstandene Bildung zu erachten ist.

Complicationen des Baues der Zähne werden durch Faltungen der Zahnsubstanz bedingt, die gleichfalls auf die Gestaltung der Papille zurückgeführt werden müssen. Sie treten bereits bei Fischen auf, und sind bei fossilen Amphibien (Labyrinthodonten), in grosser Ausbildung zu treffen. Aehnliche Verhältnisse bieten sich auch bei Säugethieren in den sogenannten schmelzfaltigen Zähnen. Die Beziehung der Zahnpapille zum Zahn selbst ergibt gleichfalls Verschiedenheiten. Sie füllt entweder den Zahn stets aus, so dass derselbe eine Höhle (Zahnhöhle) besitzt, wie z. B. an den Zähnen der Crocodile und der meisten Säugethiere, oder das Gewebe der Papille wird allmählich zur Ausfüllung der Zahnhöhle mit Zahnbein verwendet, und schwindet, so dass der Zahn dadurch solid wird, z. B. bei vielen Sauriern. In den Zähnen der Säugethiere schliesst sich die Zahnhöhle nach Vollendung des Wachsthums der Zähne in der Regel zu einem engern Canale ab. Dies ist nicht der Fall an den Schneidezähnen der Nager, von denen viele (Lepus, Cavia etc.) auch an den Backzähnen eine offen bleibende Zahnhöhle besitzen. Dieser Zustand ist von einem Fortwachsen des Zahnes begleitet, wie es bei den Schneidezähnen dieser Ord-

nung die Regel ist. Die den Säugethierzähnen zukommende Schmelzschichte fehlt bei manchen, so an den Stosszahnen (obere Schneidezähnen) der Elephanten. An den Schneidezähnen der Nager ist sie nur an der Vorderfläche vorhanden. Eigenthümlich verhalten sich die Zähne der Edentaten, besonders jene von Orycteropus.

Als Literatur ist anzuführen: Owen, Odontography. London 1844. Art. Teeth in Todd, Cyclopaedia IV. Für Fische: Agassiz, Poissons fossiles. Beschreibungen des Gebisses der Säugethiere: F. Cuvier, Les dents des Mammifères. Paris 1825. Blainville, Ostéographie. Für den Zahnwechsel der Marsupialia: Flower, Philos. Transact. 1867. Den feineren Bau der Zähne behandelt: Tomes, Phil. Transact. 1849 u. 50. II. Für die Entwickelung: Kölliker, Gewebelehre, und Waldeyer, Zeitschr. f. rat. Med. III, xxv u. Königsb. med. Jahrb. IV.

§ 228.

Ein zweiter in der Mundhöhle sich differenzirender Apparat wird durch die Zunge vorgestellt. Bei den *Fischen* bildet dieses Organ einen häufig nur durch den Schleimhautüberzug des Zungenbeinkörpers gebildeten flachen Wulst, der nur mit dem gesammten Visceralskelet bewegt wird. Oft ist die Zunge mit Zähnen besetzt. Seltener besitzt sie eine voluminösere, durch Muskeln bedingte Entfaltung. Eine selbständige Muskulatur tritt in diesem Organe erst bei den *Amphibien* auf, wo es als ein dickes, bei vielen sogar vorstreckbares Gebilde erscheint. Diese muskulöse Zunge besteht dann gleichfalls bei den *Reptilien*, wo sie bei Schlangen und Eidechsen sogar von einer besonderen Scheide umgeben wird, aus der sie hervorgestreckt werden kann. Das Epithel der Zunge stellt hier häufig verhornte Partien dar, bildet Schuppen und Höcker an der oberen Fläche, und das vordere Ende der meist schmalen Zunge (Fig. 259. z) zieht sich in zwei dünne Spitzen aus (Fissilingues). Breit und flach ist sie bei Schildkröten und Crocodilen, bei letzteren längs des Bodens der Mundhöhle befestigt und ungeachtet der bedeutenden Muskulatur nicht vorstreckbar. Auch bei den *Vögeln* wie bei den Sauriern ist das vordere Ende der Zunge in der Regel von einer verhornten Epithelschichte bedeckt, häufig sogar mit seitlichen Widerhaken (Spechte) oder feinen Borsten besetzt (Tukane), und nur bei wenigen bildet die Zunge ein massiveres fleischiges Organ (Papageien). Unter den *Säugethieren* finden wir durch bedeutendere Entwickelung der Muskulatur, die unter den niederen Classen nur bei den Crocodilen im grösseren Maasstabe

Fig. 259.

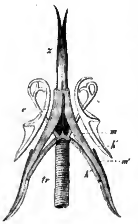


Fig. 259. Zungenbeinapparat mit Zunge und Luftröhre von *Varanus*. e Medianes Stück des Zungenbeins (Zungenbeinkiel). h' Vorderes, h'' hinteres Zungenbeinhorn. m m' Muskeln. tr Trachea z Zunge.

ausgebildet war, die Zunge von beträchtlichem Volum und zugleich bezüglich ihres Schleimhautüberzuges mit zahlreichen Differenzirungen. Mit der complicirteren Structur vermannichfacht sich die Function des Organes, so dass es selbst bei der Nahrungsaufnahme sehr verschiedene Verrichtungen übernehmen kann.

Mit der Mundhöhle verbinden sich noch besondere Drüsenapparate, die von der Schleimhaut der Mundhöhle aus sich entwickeln und später bei voluminöserer Ausbildung und Lagerung ausserhalb der Schleimhaut nur ihre Ausführgänge dort einsenken. Wir können sie als mächtiger entwickelte Drüsen der Schleimhaut betrachten. Derartige grössere Drüsen fehlen den Amphibien und Fischen, wo nur die in der Schleimhaut zerstreuten kleineren Drüsen vorkommen. Bei den Reptilien sind von den letzteren die längs der Kieferränder gelagerten grösser und werden als Lippendrüsen bezeichnet (Schlangen und Eidechsen). Ein mächtigeres Drüsenorgan bildet die Giftdrüse der Schlangen, die wohl ebenso aus einer Modification einfacher Drüsen hervorging. Bei den Schildkröten kommt ein unter der Zunge gelagertes Drüsenpaar vor, welches man als Speicheldrüsen ansieht. Solche grössere, zur Bildung einer Mundhöhlenflüssigkeit beitragende Drüsen finden sich neben den an verschiedenen Stellen vertheilten, constant bei Vögeln und Säugethieren vor, und werden als Glandulae submaxillares, sublinguales und Parotides unterschieden. Letztere münden bei den Vögeln im Mundwinkel aus, bei den Säugethieren im Vestibulum oris. Den Cetaceen fehlen diese Drüsen gänzlich und bei den Pinnipediern sind sie gering entwickelt; so besonders die Parotis, die bei Echidna vermisst ward. Ihren bedeutendsten Umfang erreichen die drei Drüsenpaare bei Pflanzenfressern mit überwiegender Ausbildung bald des einen, bald des anderen Paares.

Die Zunge fehlt unter den Amphibien bei Pipa und Dactylethra. Bei den übrigen Anuren ist meist nur das vordere Ende mit dem Boden der Mundhöhle verbunden, so dass das hintere häufig in zwei Lappen ausgezogene Ende den beweglicheren und auch vorstreckbaren Abschnitt bildet. Eine ähnliche Beschaffenheit bietet die Zunge der Leguane dar. Die hinteren Fortsätze kommen auch den Amphisbänen zu, die ebenso wie die mit breiter fleischiger Zunge versehenen Geckonen der Zungenscheide entbehren. Bei weiterer Ausdehnung nach hinten umgreift die Zunge bei Phrynosoma den Kehlkopf. Die eigenthümlichste Modification besitzt die Zunge von Chamaeleo, die in einer weichen Scheide eingebettet weit hervorgeschnellt werden kann, wobei sich zugleich ein bei der Ruhe quergefalteter Theil der Scheide mit auszieht.

Die Gestaltung der Säugethierzunge bietet überall einen Zusammenhang mit der Art der Nahrungsaufnahme, und ist im Ganzen den Verhältnissen der Mundhöhle angepasst. Weit vorstreckbar ist die lange schmale Zunge von Echidna, ebenso wie die wurmförmige Zunge von Myrmecophaga. Bei Ornithorhynchus ist der hintere Abschnitt beträchtlich höher und läuft in zwei nach vorne gerichtete Spitzen aus. Diese hintere Erhebung kehrt auch bei Nagern wieder und ähnlich bei Wiederkauern. Aehnliche Differenzirungen bietet die Basis der Zunge. Bei Dasypus peba lagern zwei zungenartige Fortsätze unter der Zungenspitze, und bei mehreren Prosimiae und Chiropteren, sowie bei manchen Affen findet sich eine »Unterzunge« als eine einfache, oder wieder median getheilte Vorragung. Aehnliche Differenzirungen kommen auch manchen Vögeln zu. In der Schleimhautbekleidung der Zunge ergeben sich viele Ver-

schiedenheiten, vorzüglich hinsichtlich der Entwickelung der Papillen, die sowohl in der Gestalt als in der Beschaffenheit des Epithels variiren. Am constantenten sind die breiten Formen (Papillae circumvallatae) die von einer (Halmaturus) oder zweien (Edentaten) bis zu grösserer Anzahl vorkommen, und immer den Rucken der Basis einnehmen. (vergl. bezügl. der Zunge der Reptilien, Vogel und Saugethiere, DUVERNOY, Mem. de la soc. d'hist. nat. de Strassbourg. I. 1830, II. 1835.

Eine am Gaumen hinter dem Kieferrand einmündende Drüse kommt den Amphibien zu. S. LEYDIG, Unters. etc. S. 36.

Fig. 260.



Die Giftdrüse der Schlangen liegt theilweise am Boden der Orbita oder hinter derselben, bei Naja sogar weit nach hinten verlängert, und bis auf die Rippen fortgesetzt. Bei einigen Arten von Callophis erstrecken sich die Giftdrüsen innerhalb der Leibeshohle (A. B. MEYER, M. B. 1869). Die Druse besitzt eine besondere meist muskulose Scheide. Ihr Ausfuhrgang erweitert sich zuweilen (Crotalus) in eine Ampulle. Der dem Oberkiefer angefügte Giftzahn (häufig der einzige dieses Theiles bei Vipera, Crotalus, Trigonocephalus) erscheint anfanglich als Furchenzahn, bildet aber allmählich eine nahe an der Mündung des Ausführganges der Giftdrüse beginnende, zum Canal sich abschliessende Rinne. Die letztere persistirt bei Naja, Elaps u. a., indem die vordere und hintere Oeffnung des Zahns durch eine Längsspalte verbunden ist. S. SCHLEGEL N. A. Acad. L. C. XIV. 1.

Von den Schleimdrusen der Mundhoble entwickeln sich bei Säugethieren einzelne Gruppen zu voluminöseren Gebilden. S. z. B. die Gl. buccales bei den Ungulaten. Bei manchen Carnivoren findet sich noch eine in der Orbita gelagerte Glandula zygomatica vor. Als solche vergrösserte Schleimdrüsen müssen auch die Gl. sublinguales gelten, die bei Vogeln wie bei Saugethieren meist als eine Reihe einzelner Drüsen erscheinen. Durch Verbindung der Ausführgange tritt eine Vereinfachung auf. Das umgekehrte Verhalten besitzt Echidna, wo aus dem weiten Ausführgange der Sublingualis einzelne Aeste zur Ausmündung in der Mundhöhle sich abzweigen. Einfach ist in der Regel die Gl. submaxillaris, die bei Edentaten (Dasypus) sehr gross und am Ausfuhrgang mit einer Erweiterung versehen ist.

Munddarm.

§ 229.

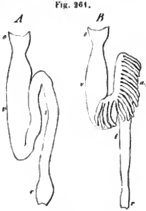
Am eigentlichen Darmcanal finden wir für den bei *Amphioxus* bestehenden niedersten Zustand eine bedeutende Gleichartigkeit in der ganzen Länge, so dass nur die Verbindung mit einem Blindsacke (Fig. 260. *f*) eine Scheidung in zwei Abschnitte möglich macht. Auch bei den *Cyclostomen* verläuft das Darmrohr äusserlich ziemlich

Fig. 260. *Amphioxus lanceolatus*, $2\frac{1}{2}$ mal vergrössert. *a* Mundöffnung von Cirrhen umgehen. *b* Afteröffnung. *c* Abdominalporus. *d* Kiemensack. *e* Magenartiger Abschnitt des Darms. *f* Blindsack. *g* Enddarm. *h* Allgemeine Leibeshohle *i* Chorda dorsalis, darunter die Aorta. *k* Aortenbogen *l* Aortenherz. *m* Anschwellungen der Kiemenarterien. *n* Hohlvenenherz. *o* Pfortaderherz (Nach QUATREFAGES.)

gleichmässig gebildet bis zum After, dagegen ist hier an der Structur der Schleimhaut eine Trennung des ganzen Rohrs in mehrere verschieden fungirende Strecken ersichtlich. Vollständiger ist diese Differenzirung bei den übrigen Wirbelthieren ausgeprägt, und drei bereits bei Wirbellosen unterschiedene Abschnitte sind entweder durch eine Verschiedenartigkeit des Calibers oder der Structur der Wandung oder endlich an ihren Grenzen durch klappenartige Vorsprünge gekennzeichnet. Wir bezeichnen dieselben als Mund-, Mittel- und Enddarm, und finden an jedem dieser Theile in den höheren Classen besondere Differenzirungen in neue Abschnitte gegeben, die durch Anpassung an Quantität und Qualität der Nahrungsstoffe verschiedene Einrichtungen aufweisen. Im Allgemeinen nehmen wir eine fortschreitende Entwickelung des Mittel- und Enddarms wahr und es ist namentlich der letztere, der erst bei den Säugethieren bezüglich der Längenentfaltung eine den vorhergehenden Abschnitten annähernd gleiche Stufe erreicht. Der Munddarm bietet bei allen zwei verschiedene Strecken dar, von denen die letzte den Magen vorstellt.

Bei den *Fischen* geht der erste sehr weite und meist Längsfaltungen der Schleimhaut aufweisende Theil des Munddarms als Schlund oder auch als Speiseröhre bezeichnet, meist ohne scharfe Grenze in den Magen über. Der letztere unterscheidet sich vom Schlunde meist nur durch andere Beschaffenheit der Schleimhaut.

Fig. 261.



In der Regel bildet der Magen (Fig. 261. *v*) einen nach hinten gerichteten Blindsack, von dem ein nach vorne umbiegender engerer Abschnitt als »Pylorusrohr« unterschieden sich zum Mitteldarm (*i*) begibt. So bei allen Selachiern und Ganoiden, auch bei vielen Teleostiern, indess andere Teleostier durch den Mangel oder die beträchtliche Ausdehnung des Blindsacks nach hinten Differenzen darbieten.

Unter den *Amphibien* finden wir bei Proteus die niederste Stufe, indem hier das gerade verlaufende Darmrohr nicht einmal eine den Magen repräsentirende Erweiterung besitzt. Dagegen grenzt sich schon bei anderen Urodelen der Magen (Fig. 261. *v*) als ein weiterer Abschnitt ab, und dies bleibt auch für die Anuren, bei denen der Magen sogar in eine Querstellung übergeht (Bufo).

Unter den *Reptilien* zeigt der Munddarm bei Schlangen und Eidechsen sowohl durch grössere Weite des Oesophagus als durch geraden Verlauf des Magens niedere Zustände. Doch ist bei den Eidechsen ein an das

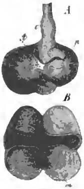
Fig. 261. Darmcanal von Fischen. *A* von *Gobius melanostomus*. *B* von *Salmo*. *o* Oesophagus. *v* Magen. *i* Mitteldarm. *ap* Appendices pyloricae. *r* Enddarm.

Pylorusrohr der Selachier sich anschliessendes Verhalten bemerkbar, so dass wie auch bei Amphibien eine Querstellung des Magens sich einleitet. Bei Schildkröten und Crocodilen ist eine schärfere Sonderung des Oesophagus vom Magen aufgetreten, und bei den ersteren zeigt sich durch bedeutendere Hebung des Pylorustheils eine grosse und kleine Curvatur. Durch Näherung der Cardia an den Pylorus erhält der Magen der Crocodile eine sackförmige, rundliche Gestalt, und wird noch durch eine auf jeder Fläche der Muskelwand liegende sehnige Scheibe ausgezeichnet, wodurch ein Anschluss an den Magen der Vögel gegeben ist.

Fig. 262.



Fig. 263.



Bedeutendere Differenzirungen treten am Darm der *Vögel* auf und es ist vor Allem der erste Abschnitt desselben, den wir in mehrere verschieden fungirende Theile zerlegt sehen. Die verschieden weite, der Länge des Halses entsprechende Speiseröhre, bietet ihren Verlauf entweder gleichmässig (Fig. 271. *i*) oder mit einer erweiterten Stelle dar, oder sie zeigt eine blindsackartige, wie ein Anhang erscheinende Ausbuchtung. Solche nicht minder durch Modificationen des Drüsenapparates der Schleimhaut charakterisirte Abschnitte (Fig. 262. *A. i*) werden als Kropf (Ingluvies) bezeichnet. Fleischfressende und körnerfressende Vögel besitzen ihn am meisten ausgebildet. Der darauf folgende meist engere Abschnitt der Speiseröhre geht in den Magen über; an diesem sind zwei Theile unterscheidbar; der erste häufig continuirlich aus der Speiseröhre kommende Abschnitt wird als Vormagen (Fig. 262. *A. pr* u. *B*) bezeichnet, und zeichnet sich durch die überaus reiche Entwickelung seiner Drüsenschichte aus. Durch letztere entsteht eine ansehnliche Verdickung der Wandung. Der zweite Abschnitt ist durch Entwickelung der Muskelschichte charakterisirt, deren Stärke je nach der Lebensweise der Thiere sehr verschieden ist. Wo sie mächtig entwickelt ist, bemerkt man jederseits eine Sehnenscheibe (Fig. 263. *A. t*). Bei Raubvögeln, auch bei vielen von animalischer Nahrung lebenden Schwimmvögeln ist die Muskelschichte am wenigsten entfaltet. Sehr stark wird sie bei Körnerfressern, wo sie zwei gegeneinander gerichtete derbe Platten (Fig. 263) bildet.

Fig. 262. *A* Speiseröhre und Magen der *Trappe*. *i* Kropf. *pr* Vormagen (geöffnet). *m* Muskelmagen. *d* Duodenum. *B* Der Vormagen mit den an der einen Seite des Längsschnittes präparirten Drüsen.

Fig. 263. Magen des *Schwans*. *A* Seitliche Ansicht. *c* Vormagen. *p* Pylorus. *t* Sehnenscheibe. *B* Derselbe Magen quer durchschnitten, um das Verhalten der beiden Muskelmassen *m* darzustellen.

Dieser zur Verkleinerung der Nahrung dienende Abschnitt enthält noch weitere hierauf hinzielende Einrichtungen, indem seine Innenfläche mit einer hornartig festen Lage überzogen wird. Diese Schichte ist häufig von bedeutender Dicke und fungirt als Reibplatte (Fig. 263). Sie ist die Abscheidung einer drüsigen Schichte, deren Secret in jenen festen, starren Zustand übergeht.

Die Trennung des Munddarms wird bei den *Säugethieren* durch die schärfere Abgrenzung der Speiseröhre vom Magen vollständiger als in fast allen übrigen Abtheilungen ausgeführt. Dadurch kann der Magen von der Speiseröhre abgeschlossen werden. Die Gestaltung des Magens reiht sich in manchen Fällen an niedere Zustände an und er behält bei den Phoken (Fig. 264. *A*) sogar die Längsstellung bei, während bei den übrigen eine Querstellung vorwaltet. Die Grundform des Magens stellt auch hier eine Erweiterung des Darmrohrs vor, an der durch allmähliches Auswachsen der ursprünglich der Wirbelsäule zugewendeten Wandfläche eine grosse Curvatur entsteht, entgegengesetzt der damit gleichfalls gebildeten kleinen Curvatur. Die erstere wird mit einer Axendrehung des Magens und Hebung des Pylorustheils nach vorne gerichtet.

Als Anpassungserscheinungen an die Nahrung muss eine Reihe von Eigenthümlichkeiten betrachtet werden, die theils bei den grösseren Abtheilungen constant erscheinen, theils innerhalb engerer Grenzen sich halten. Sie beruhen erstlich auf einer Erweiterung des Binnenraumes und zweitens auf einer Differenzirung des ursprünglich einheitlichen, und, wie es scheinen muss, gleichartig fungirenden Magens in mehrere functionell ungleichwerthige Abschnitte.

Das erste Verhältniss gibt sich bereits bei der Querstellung des Magens kund, wobei die grosse Curvatur eine bedeutendere Ausdehnung erlangt, und sich besonders nach der Cardialportion ausbuchtet. Dadurch entsteht die Blindsackbildung des Magens. Sie fehlt den meisten Carnivoren, ist dagegen bei Monotremen, Beutelthieren, Nagethieren, sowie bei Edentaten entwickelt und kommt den meisten Affen in ähnlicher Weise wie beim Menschen zu.

Fig. 264.



Fig. 264. Magenformen verschiedener Saugethiere. *A* von *Phoca*. *B* von *Hyaena*. *C* von *Cricetus*. *D* von *Manatus*. *E* von *Camelus* *F* von *Ovis* *c* Cardia. *p* Pylorus.

Die stärkere Entwickelung des Magenblindsacks (Fig. 261. *B*) führt zur zweiten Modification, zur Scheidung in mehrere Abschnitte. Nicht selten ist diese Sonderung nur an der Schleimhaut ausgedrückt, und gibt sich sogar mit einer scharfen Begrenzung kund, wie z. B. beim Pferde. Weiter setzt sich dieses Verhältniss durch eine quere Einschnürung fort, durch welche der Magen bei vielen Nagethieren (*C*) in einen Cardia- und Pylorustheil getrennt wird, zu welchen noch kleinere secundäre Abschnitte als Ausbuchtungen treten können. Solche zusammengesetzte Magen bieten sich vorzüglich bei Wiederkäuern, Tylopoden und Walthieren dar. Der Magenblindsack bildet immer eine bedeutende Erweiterung, auf welche bei den Walthieren eine Anzahl dem Pylorusabschnitte angefügter Divertikel folgen, so dass der genannte Magen aus drei bis sieben durch verschieden weite Verbindungsstellen communicirenden Räumen zusammengesetzt wird. Bei den Wiederkäuern (Fig. 264. *F*) führt diese Differenzirung zu der eigenthümlichen Erscheinung, welche der Abtheilung ihren Namen gab. Der erste als erweiterter Magenblindsack erscheinende Abschnitt wird als Rumen, Jugluvies, (Fig. 265. *I*) bezeichnet. Er fungirt wesentlich als Behälter für massenhaft aufgenommene Nahrungsstoffe. Dicht neben der Cardia steht er mit dem zweiten Abschnitte, dem Netzmagen (Reticulum) (*II*) im Zusammenhange, auf welchem als dritter Abschnitt der den Tylopoden (Fig. 264. *E*) fehlende Blättermagen (Omasus) (*III*) folgt. Diesem schliesst sich als letzter aus dem Pylorustheil gebildeter Abschnitt, der Labmagen (Abomasus) (Fig. 264. *E*. 3. *F*. 4) an, dessen Schleimhaut die Labdrüsen enthält. Durch den Schluss eines von der Cardia in den Blättermagen gehenden Halbcanals, der durch einen faltenförmigen Vorsprung (Fig. 265. *B*. *s*) gegen die beiden ersten Abtheilungen des Magens sich abgrenzt, kann der aus dem Netzmagen in den Oesophagus und von da in die Mundhöhle gelangte Bissen nach vollzogenem Wiederkäuen unmittelbar in den Blätter- und Labmagen zurückgebracht werden, während das Offenstehen jener »Schlundrinne« den Eintritt des Futters in Rumen und Netzmagen gestattet. Der Einfluss der Nahrung auf die Grösseverhältnisse der einzelnen Abschnitte ergibt sich aus der Verschiedenheit, die Rumen und Labmagen in verschiedenen Altersperioden zeigen. Der Labmagen bildet den grössten Abschnitt beim Säugling, indess er später vom Rumen wohl zehnmal an Grösse übertroffen wird.

Fig. 265.

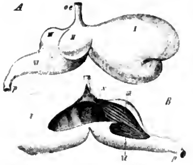


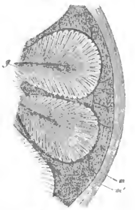
Fig. 265. Magen einer *Antilope*. *A* Von vorne gesehen. *B* Von hinten geöffnet. *oe* Speiseröhre. *I* Rumen. *II* Netzmagen. *III* Blättermagen. *IV* Labmagen. *p* Pylorus. *s* Schlundrinne.

Von vielen Modificationen des Magens bei Teleostiern kann eine erwähnt werden, wo der Magen in einen ausserordentlich weiten Sack umgewandelt ist, der mit Luft gefüllt werden kann und als Schwimmblase zu fungiren scheint (Hemitripterus).

Am Magen der Crocodile kommt ein Antrum pylori als besonderer Abschnitt am Pylorustheile des Magens vor, und wird vom Mitteldarm durch die Pylorusklappe geschieden. Ein solcher Abschnitt kommt auch manchen Vögeln zu, schwach bei Falken, deutlich gesondert bei Colymbus, Pelecanus, Ardea (s. Fig. 271 r').

Im Drüsenmagen der Vögel gibt sich die auch an andern Theilen der Darmschleimhaut ausgesprochene Gruppirung von einzelnen Drüsenschläuchen sehr deutlich kund. Jeder der dicht bei einander stehenden mit einer Oeffnung ausmündenden Schläuche bildet ein Aggregat von Drüsen. Ein die Axe des Schlauches durchsetzender Ausführgang (Fig. 266 g) nimmt zahlreiche ihn rings umstehende kleinere Drüsenschläuche auf wodurch die ganze Schichte als ein complicirter Apparat erscheint. Vergl. Bischoff, A. A. Ph. 1838. Molin, D. W. 1850. Leydig, A. A. Ph. 1854.

Fig. 266.



Am Muskelmagen ist ausser den beiden mächtigen M. laterales (Fig 263 B) nach oben und unten zu ein kleiner M. intermedius vorhanden. Die der Drüsenschichte des Muskelmagens aufgelagerte Cuticularschichte bietet zuweilen Höckerbildungen dar (Papageien). Die Genese dieser früher als Epithel angesehenen Schichte entdeckte Leydig (A. A. 1854. S. 331). Bei manchen Vögeln erscheint diese Schichte wie aus filzartig verflochtenen Fäden zusammengesetzt, die bis in die Drüsen selbst sich verfolgen lassen (Curschmann, Z. Z. XVI. S. 224).

Zu den oben aufgeführten Modificationen des Magens der Säugethiere kann noch die langgestreckte Magenform gerechnet werden, wie sie bei herbivoren Beutelthieren (Halmaturus etc.) dann bei Affen (Semnopithecus und Colobus) vorkommt. Bei letztern ist der Magen in drei Abschnitte getheilt, viel zahlreichere, Haustra-ähnliche Ausbuchtungen zeigt er bei den ersteren. Eine beträchtliche Ausdehnung des Magenblindsacks zu einem langen gewundenen Schlauche ist bei blutsaugenden Chiropteren (Desmodus) bemerkenswerth. Theilung des Magenblindsacks in zwei Fortsätze kommt bei einigen Kängurubs vor.

Zu der Magenbildung der Wiederkäuer leitet die bei Dicotyles vorhandene Form, wo zwei grössere Abschnitte vorkommen, von denen der eine, den Blindsack bildende, wieder zwei Ausbuchtungen besitzt. Diese Zweitheilung ist ähnlich auch bei den Sirenen (Manatus) vorhanden (Fig. 264. D), wo am Anfange des Pylorusabschnittes noch zwei Ausbuchtungen bestehen. Die Beschaffenheit der Schleimhaut der einzelnen Abschnitte als Wiederkäuermagens ist charakteristisch. Das mehr als Vorrathskammer fungirende Rumen ist häufig mit derben Papillen besetzt, am bedeutendsten bei den Tylopoden und bei Antilopen. Im Netzmagen bietet die Schleimhaut wabenartige Vorsprünge dar, im Blättermagen starke parallele Lamellen, die übrigens auch in den Labmagen schwächer fortgesetzt sind. Die Zusammengehörigkeit dieser beiden letzten Abschnitte wird auch durch die Entwickelung nachgewiesen, wo das Reticulum als eine Ausstül-

Fig. 266. Durchschnitt durch die Wand des Drüsenmagens von *Turdus pilaris*. *g* Ausführgang eines Drüsenfollikels. *m m'* Muskelschichten des Magens.

pung des Pylorustheils des Magens erscheint. Die Tylopoden r
niedere Stufe, auf welcher auch die Moschiden stehen.

Die Erscheinung des Wiederkauens ist auf verschiedene Ab
Wir finden die hierauf hinweisende Schlundrinne bei einigen Ma
dann bei den Faulthieren, die gleichfalls einen zusammengesetzt
lich bei einigen Nagern (Hypudaeus, Lemmus; bezüglich letzter
1841).

Bei andern getheilten Magenformen kommt eine der Magens
kauer ähnliche Differenzirung der Schleimhaut vor. Der cardi
Delphine besitzt grosse zottenartige Fortsätze, bei Nagern besitz
lage. Abweichend hievon bietet sich bei den Kängurühs eine e
Pylorustheile, und bei Echidna bestehen hier sogar derbe stach
bei Edentaten (Myrmecophaga) ist der Pylorustheil ein dickwan
der Ingesta fungirender Abschnitt.

Der **Drüsenapparat** des Magens bietet zuweilen an einze
tigere Entfaltung dar. Es bilden sich Gruppen grösserer Drüsen
solche bei Phascolomys und Phascolarctus, auch bei Castor. B
len sie sogar eine Art Vormagen vor, und bei manchen andern N
mus) sondern sie sich in eine der grossen Curvatur angelegene A
Manis eine grosse Magendrüse besteht. Ein ähnliches Aggr
Magendrüsen kommt bei Manatus als blindsackartige Ausbuchtu

Mitteldarm.

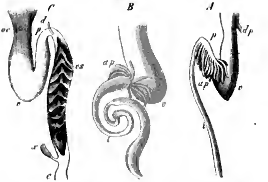
§ 230.

Der meist durch eine ringförmige Falte, die Pylorus
abgegrenzte **Mitteldarm** ist an seinem Anfangsstück
dung mit Drüsenorganen charakterisirt, die als **Leber** un
drüse unterschieden werden. In seinen Längeverh
variabelste Abschnitt des Darmrohrs, und schon bei de
an ihm bedeutende Verschiedenheiten. In geradem Ve
stomen, auch bei einigen Teleostiern und bei Chimaera
durch eine spiralige Falte ausgezeichnet, welche bei de
tender entwickelt ist, und den grössten Theil des Mittel
bald dichteren, bald weiter abstehenden Umgängen dur
es). Diese **Spiralklappe** bleibt auch bei den Ganoi
Lepidosteus fast bis zur Unkenntlichkeit rückgebildet i
fehlt sie gänzlich.

Am Anfange des Mitteldarms der Selachier ist eine
bar, an welcher Stelle bei den Stören ein grosses,
gebuchtetes Drüsenorgan sich vorfindet. Das Innere ze
Buchtungen entsprechende Räume, die in einen weiten
münden und wieder zahlreichere kleinere Alveolen a
besitzen. Bei Lepidosteus sind die einzelnen Abschnit
ander getrennt und erscheinen als Gruppen kurzer Blin
Pylorusabschnitt des Mitteldarms besetzen, und wie be
stiern die als Appendices pyloricae bezeichneten blind
(Fig. 267. *A. B. ap*) vorstellen. Sie besetzen eine vers

des Mitteldarms und sind in sehr wechselnder Zahl vorhanden, sowie auch ihre Grösse sehr variirt. Bald mündet jeder gesondert in den Darm, bald

Fig. 267.



vereinigen sich mehrere zu grösseren Stämmen, wodurch dann verästelte Bildungen entstehen. Die grösste Zahl kommt bei Gadiden und Scomberoiden vor. Bei manchen werden die einzelnen zu gemeinsamen Ausführgange verbundenen Schläuche noch durch Bindegewebe zusammengehalten, so dass sie dann das Ansehen einer compacten Drüse gewinnen (z. B. bei vielen Scomberoiden), sowie auch schon durch die häufige Vereinigung der Mündungen die Verwandtschaft mit der Drüse der Störe ausgesprochen ist.

Bei vielen Teleostiern bildet der Mitteldarm Windungen (Fig. 267. *B. i*) oder durch mehrfaches Auf- und Absteigen Schlingen.

Fig. 268.



Bei den *Amphibien* bleibt das einfache Verhalten des Mitteldarms nur selten bestehen, meist bildet er (Fig. 268. *i*) wie auch bei den *Reptilien* ein längeres Rohr und demzufolge mehrfache Windungen, die am geringsten bei Schlangen, bedeutend dagegen bei Schildkröten und noch mehr bei Crocodilen entwickelt sind. Eine beträchtliche Längsausdehnung des Mitteldarms erfolgt bei den Larven der ungeschwänzten Amphibien, wo dieser Abschnitt eine in spiraligen Windungen gelagerte lange Schlinge vorstellt. Mit der Aenderung der Ernährungsweise geht in den letzten Larvenstadien eine Reduction vor sich und der Darm verkürzt sich wieder auf einige Schlingen.

Die Länge des Mitteldarms ist bei den *Vögeln* gleichfalls nach den Nahrungsverhältnissen beträchtlich verschieden.

Fig. 267. Darmcanal von Fischen. *A* von *Salmo salvelinus*. *B* von *Trachinus radiatus*. *C* von *Squatina vulgaris*. *oe* Oesophagus. *v* Magen. *dp* Ende des Ductus pneumaticus. *p* Pylorus. *ap* Appendices pyloricae. *d* Ductus choledochus. *cs* Spiralklappe. *i* Mitteldarm. *c* Enddarm. *x* Anhang desselben.

Fig. 268. Darmcanal von *Menobranchus lateralis*. *p* Anfang des Munddarms mit dem Pharynx. *oe* Speiserohre. *v* Magen. *i* Mitteldarm. *r* Enddarm.

Dieser ganze Darmabschnitt zeigt sich in Schlingen gelegt, von denen die erste als Duodenalschlinge am meisten ausgebildet ist und immer die Bauchspeicheldrüse umfasst. Am Anfange des Mitteldarms bieten viele Vögel eine erweiterte Stelle, die als ein dritter Magenabschnitt erscheint. Sehr häufig erhält sich besonders bei Schwimmvögeln und Stelzvögeln ein Divertikel als Rest der Verbindungsstelle des Darmes mit dem Dottersack.

Am Mitteldarm der *Säugethiere* zeigt sich das wechselnde Verhalten der Länge gleichfalls in deutlicher Abhängigkeit von den Nahrungsverhältnissen und daraus ergehen sich für Fleisch- und Pflanzenfresser sehr verschiedenartige Zustände.

Ausser der Längenentfaltung des Mitteldarms bieten sich für die Oberflächenvergrösserung mehrfache, von der Schleimhaut ausgehende Einrichtungen dar. Während in den unteren Abtheilungen grössere Faltungen der Schleimhaut auftreten, die bei der Bildung der Spiralklappe der Selachier ihren höchsten Ausdruck fanden, sehen wir bei den Amphibien und Reptilien vorzüglich feine Längsfaltungen vorherrschend. Solche bestehen zwar auch noch bei den Vögeln, allein sie zeigen sich als ungleiche Erhebungen, die sogar durch Querfalten verbunden sein können. Feine in Ziekzacklinien angeordnete Falten kommen bei Amphibien und Reptilien, besonders bei Crocodilen vor, und finden sich auch am Mitteldarm der Vögel wieder. Bei den Säugethieren herrschen Längsfaltungen der Schleimhaut bei Walthieren vor; bei den meisten übrigen erhebt sich die Scheimhaut in Querfalten, die noch sehr allgemein mit Zotten besetzt sind. Bei geringer entwickelter Faltenbildung finden sich solche Zotten auch bei Vögeln sehr bedeutend ausgebildet, während sie bei Anwesenheit von Falten nur kleinere Erhebungen vorstellen.

Am Darm der Cyclostomen (Petromyzon) besteht eine die Darmvene bergende ins Innere vorspringende Längsfalte, die als erster Ansatz zur Bildung der »Spiralklappe« betrachtet werden muss, denn auch diese zeigt sich im embryonalen Zustande gestreckt und wächst erst allmählich in die zahlreichen Touren aus. Der frühere Zustand erhält sich bei manchen Haien (Carcharias, Thalassorrhinus, Galeocerdo) wo die Spiralklappe durch eine mehrfach eingerollte Längsfalte vorgestellt wird. Auch bei der Dipnoi findet sich eine Spiralklappe. Dass dieser die geringe Länge des Mitteldarms compensirenden Einrichtung eine grosse Verbreitung zukam, kann aus der Gestalt der »Coprolithen« mancher fossilen Saurier (Ichthyosaurus) erschlossen werden, an welchen der Abguss einer Spiralklappe sich erhalten hat. Auch bei Larven von exotischen ungeschwänzten Amphibien hat man das Vorkommen einer Spiralklappe angegeben. Bei Polypterus findet sich ein Blinddarm (Appendix pylorica) am Anfange des Klappendarms, an derselben Stelle, wo bei den Stören das beschriebene Organ einmündet. Die **Appendices pyloricae** fehlen den Cyprinoiden, den Cyprinodonten, Muraenoiden, Siluroiden, Labroiden und Chromiden, den Lophobranchiern, Plectognathen u. a. In den andern Abtheilungen sind sie keineswegs constant, sie fehlen Arten derselben Gattung, die sie in andern Arten besitzt. Ausser der Zahl wechselt ihre Anordnung. Bald bilden sie eine Längsreihe, bald sind sie ringförmig, oder wirtelförmig gestellt, oder sie formiren andere Gruppen. Vergl. RATHKE, Beiträge z. Gesch. der Thierwelt II. Halle 1824. Ferner A. A. Ph. 1837.

Enddarm.

§ 231.

Der **Enddarm** erscheint bei den Fischen als der unansehnlichste Abschnitt. Meist stellt er nur ein kurzes, durch etwas grössere Weite ausgezeichnetes Stück vor (Fig. 261. r. 267. C. c). Erst bei den Amphibien empfängt er durch grössere Länge und Weite einige Bedeutung, behält jedoch ebenso wie bei Reptilien einen seiner Kürze entsprechenden geraden Verlauf bei. Gewöhnlich wird er vom Mitteldarm durch eine Querfalte oder Klappe geschieden. Ein blinddarmartiger Anhang kommt vielen Reptilien zu und erscheint als eine Ausbuchtung des Enddarms, wenig bei Schlangen, mehr bei Eidechsen entwickelt. Eine grössere Beständigkeit erhalten **Blinddärme** bei den Vögeln, deren Enddarm gleichfalls noch kurz und gerade gestreckt ist. Der Blinddarm ist meist paarig vorhanden, und wird nur in einzelnen Familien vermisst (z. B. bei den Spechten, bei Psittacus und andern Klettervögeln). Die Ausbildung dieser Coeca bietet sehr verschiedene Grade dar, so dass sie bald ganz kurze papillenartige Anhänge, bald sehr lange Schläuche (z. B. bei Apteryx, bei Hühnern) vorstellen.

Die Längenentfaltung des Enddarms erreicht ihre höchste Stufe bei den *Säugethieren*, wo dieser Theil gleichfalls durch grössere Weite als Dickdarm vom engeren Mittel- oder Dünndarm immer deutlich abgegrenzt erscheint. Seine bedeutendere Länge lässt ihn in Windungen gelagert sein, so dass nur der letzte Abschnitt den Verlauf des Enddarmes der übrigen Wirbelthiere besitzt. Danach unterscheidet man zwei Abschnitte, von welchen der erste als Colon, der zweite gerade verlaufende als Rectum benannt ist. Davon bildet ersteres in der Regel eine von der rechten Seite der Bauchhöhle nach vorne und von da nach links und wieder nach hinten umbiegende Schlinge (Colonschlinge), die dann ins Rectum sich fortsetzt. Diese Schlinge ist entweder einfach, oder sie wird wieder in secundäre Schlingen zerlegt. An der Grenze gegen den Dünndarm bestehen gleichfalls Blindsackbildungen, bald zu zweien (Fig. 269. c. d), bald einfach vorhanden. Dieser **Blinddarm** ist der variabelste Theil des Enddarms. Seine Ausbildung erscheint wieder im engen Zusammenhange mit der Nahrung; bei Fleischfressern ist er kurz und kann sogar gänzlich fehlen. Von bedeutendem Volumen tritt er bei Pflanzenfressern auf, wo er jedoch auch bei ansehnlicher Länge des übrigen Enddarms reducirt erscheinen kann. Somit ist zwischen beiden Abschnitten ein gewisses compensatorisches Verhältniss wahrzunehmen; auch die Einrichtung des Magens erscheint nicht ohne Einfluss auf den Umfang des Blinddarms, indem er bei den mit

Fig. 269.

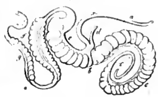


Fig. 269. Blinddarm und Colon von *Lagomys pusillus*. *a* Dünndarm. *b* Einmündung des grösseren (*c*) und des kleineren (*d*) Blinddarms. *e f g* Divertikel des Colons. (Nach PALLAS.)

einfachem Magen versehenen Einhufern viel beträchtlicher als bei Wiederkäuern entfaltet ist.

Am Blinddarm selbst ergeben sich wiederum Differenzirungen. Das Ende desselben ist häufig verkümmert (z. B. bei manchen Prosimiae und vielen Nagern) (Fig. 269. c) Auch bei manchen Affen und beim Menschen entwickelt sich das anfänglich nicht unterschiedene Endstück nicht in demselben Maasse wie der übrige Theil, und scheidet sich von dem letzteren, weiter werdenden Abschnitte immer deutlicher ab, bis es endlich einen blossen Anhang desselben vorstellt, den man als Appendix vermiformis bezeichnet hat.

Der Enddarm öffnet sich anfänglich mit den Harn- und Geschlechtswegen in einen gemeinsamen Raum, die Cloake. Dieses bei Selachiern, Amphibien, Reptilien und Vögeln bestehende Verhalten findet sich bei den Säugethieren nur bei den Monotremen bleibend, bei den anderen auf frühere Stadien beschränkt, um einer Trennung in zwei Oeffnungen zu weichen (S. unter Geschlechtsorganen).

In die hintere Wand des Enddarms der Selachier mündet ein fingerförmiger Schlauch (Fig. 267. *C. x*), dessen Wandung mit Drüsen besetzt ist. Den Chimären fehlt er, dagegen liegen dieselben Drüsen an der der Einmündestelle des Schlauches bei Selachiern entsprechenden Stelle des Enddarmes. Ob in diesem Organe das Rudiment einer Cöcalbildung zu erkennen sei, muss dahin gestellt bleiben.

Der Enddarm mancher Schlangen (z. B. Trigonocephalus, Python, Elaps) bietet eine Theilung in mehrere (2—3) Abschnitte dar, die durch Ringfalten und dazwischen befindliche Erweiterungen sich ausdrücken. Ueber den Blinddarm der Reptilien siehe TIEDEMANN im Deutschen Archiv f. A. Phys. III. S. 368. Bei den Säugethieren ist die Länge des Enddarms relativ sehr unbeträchtlich, so bei Insectivoren (Sorex), Edentaten, bei Pinnipediern und einigen anderen Carnivoren (Viverra, Rhyzaena). Mit der Erweiterung des Enddarms herbivorer Säugethiere geht eine Veränderung an der Muskelschichte der Darmwand vor sich, indem die äussere Längsfaserschichte minder wächst als die innere Ringfaserschichte, und sich in mehrere (meist 3) Muskelbänder (Taeniae coli) sondert, zwischen denen die Ringfaserschichte zahlreiche Ausbuchtungen (Haustra) bildet. Dieser Zustand geht auch auf den Blinddarm über, setzt sich aber nicht auf das Rectum fort. Bei beträchtlicher Verlängerung des Enddarms entwickeln sich einzelne sonst als einfache Schlingen erscheinende Strecken zu einer spiralig aufgewundenen Partie, so z. B. bei Wiederkäuern.

Bezüglich des Blinddarms der Säugethiere ist aufzuführen, dass er nicht zur Entwickelung kommt bei den carnivoren Beutelthieren, dann bei den Mustelinen und Ursinen, vielen Edentaten (Bradypus, Dasypus) und Insectivoren, bei den Chiroptern, manchen Nagern (Myoxus) und Cetaceen (Physeter, Delphinus, Hyperoodon). Klein bleibt er bei den insectivoren Beutelthieren, den Carnivoren, auch bei vielen Insectivoren und den Cetaceen. Kurz ist er bei Dicotyles, grösser bei Sus. Unter den Affen ist er bei Mycetes am umfänglichsten. Bei frugivoren Beutelthieren und Nagern nimmt er an Länge zu, die sogar jene des Enddarms übertreffen kann. Die Bildung von Haustris ist zuweilen am Coecum sehr entwickelt, selbst wenn sie sonst am Enddarm fehlt. Bei Nagern werden die Haustra in manchen Fällen durch eine Spiralfalte gebildet (z. B bei Lepus).

Die Schleimhaut des Enddarms ist bei den Vögeln am Anfange durch Zotten ausgezeichnet, die bei den Säugethieren hier seltener vorhanden sind. Faltenbildungen, sowohl Quer- als Längsfalten, sind bei Vögeln vorhanden, erstere kommen auch hin und

wieder bei Säugethieren vor. Schlauchförmige Drüsen sind sowohl im Enddarm als im Blinddarm verbreitet.

Die **Cloakenbildung** fehlt bei Amphioxus; auch bei Ganoiden und Teleostiern, bei welchen die getrennte Ausmündung von dem bei Selachiern bestehenden Verhalten abzuleiten ist. Diese Art von Differenzirung ist jedoch keineswegs mit dem nur analogen Vorgange bei den Säugethieren zu vereinigen, wie schon aus der Verschiedenheit der Endresultate bezüglich der relativen Lagerung der Orificien ersichtlich ist.

Mit der Cloake stehen mancherlei Organe in Verbindung, von denen die wichtigste Rolle einem von der Vorderwand derselben entstehenden blasenartigen Gebilde, der **Allantois** zufällt. Bei Lepidosiren und den Amphibien bildet dieses Organ ein durch einen kurzen Stiel mit der vorderen Cloakenwand entspringendes, bei den letzteren meist in zwei vordere Fortsätze verlaufendes Gebilde, welches frei in der Leibeshöhle liegt. Man bezeichnet es als »Harnblase«, als welche es auch fungirt. Es empfängt Blutgefässe, die sich auf seinen dünnen Wandungen vertheilen. Die Arterien stammen von jenen des Beckens, die Venen geben zur Pfortader.

Bei den Amnioten empfängt dies Organ während der embryonalen Entwickelung eine bedeutende Ausbildung, und wird zu einem voluminösen Sacke, der weit über die Embryonalanlage hinauswächst, und eine reiche Gefässverzweigung trägt. Es umwächst den vom Amnion umschlossenen Embryo. Bei den Reptilien und Vögeln bildet es sich allmählich mit dem Schlusse der Bauchwand zurück und verschwindet gänzlich. Nur bei den Eidechsen und Schildkröten erhält sich der in der Bauchhöhle befindliche Stiel der Allantois, und erweitert sich zu einem nach beiden Seiten ausgebuchteten Sacke, der wie bei den Amphibien sich verhält.

Anders gestaltet sich dieses Organ bei den Säugethieren in seinen Beziehungen zum sich entwickelnden Organismus. Aus der Vorderwand der primitiven Beckendarmhöhle entstehend, wächst das Organ wie bei Reptilien und Vögeln zu einer Blase aus, die durch einen engen Stiel, der im Nabelstrange seinen Verlauf nimmt, mit dem primitiven Enddarm communicirt. Der in der Leibeshöhle verlaufende Abschnitt des Stiels (Urachus) wandelt sich zum Theile in die Harnblase und zum Theil in einen Sinus urogenitalis um (vergl. darüber unten bei den Harn- und Geschlechtsorganen). Bei Monotremen und Marsupialien scheint der peripherische Abschnitt sich ähnlich wie bei Reptilien und Vögeln zu verhalten, indess er bei den anderen Säugethieren an der Bildung des »Chorion« sich betheiligt, welches sich vermittelst zottenartiger Erhebungen mit der Schleimhaut des Uterus verbindet. Durch weitere Entwickelung jener blutgefässhaltigen Zotten kommt fötales Blut zur peripherischen Vertheilung in jener fötalen Eihülle und tritt in Wechselwirkung mit dem in der Uterusschleimhaut vertheilten Blute, mit dem es einen Austausch von Stoffen eingeht. Durch innigere Verbindung mit Abschnitten der Uterusschleimhaut kommt es zur Bildung einer Placenta, bei der wieder je nach der Art und Ausdehnung der Verbindung des Chorion mit der Uterusschleimhaut und nach den Modificationen der letzteren mannichfache Verschiedenheiten entstehen. Vergl. darüber die embryologischen Darstellungen von v. Baer, Bischoff u. a.

Wenn somit das bei Amphibien vorhandene blasenförmige Anhangsgebilde der Cloake in den höheren Abtheilungen in vielfache andere Beziehungen übergeht, und damit eine hohe Bedeutung empfängt, so erscheinen andere Anhänge der Cloake von minderer Wichtigkeit. Hieher gehört die den *Vögeln* zukommende **Bursa Fabricii**, ein länglicher in die hintere Cloakenwand einmündender Sack, der besonders bei jüngeren Thieren ausgebildet ist und in der Schleimhaut einen Drüsenapparat beherbergt. Nicht selten bildet er sich später beträchtlich zurück und verschwindet vollständig, z. B. bei den Papageien. Vergl. Huschke, De Bursae Fabr. origine. Jenae 1838. Berthold, N. Act. Ac. Leop. Car. XIV.

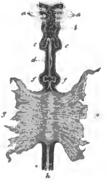
Anhangsorgane des Mitteldarms.

§ 232.

Mit dem Anfange des Mitteldarms stehen zwei grosse Drüsenorgane in Verbindung, Leber und Bauchspeicheldrüse, die beide auf übereinstimmende Weise aus den Wandungen der Darmanlage sich entwickeln.

Bei Amphioxus erscheint ein als Leber zu deutendes Organ in Gestalt eines nahe am Anfange des eigentlichen Darmrohrs beginnenden, nach vorne gerichteten Blindschlauches (Fig. 260. *f*), der eine grünlich gefärbte Epithelauskleidung besitzt. Ein ähnlicher Zustand findet sich sonst nur während der ersten Bildungsstadien gegeben, wo die Anlage der Leber als eine hinter dem eine einfache spindelförmige Erweiterung darstellenden Magen (Fig. 270. *d*) liegende paarige Ausbuchtung (*f*, *f*) des Darmrohrs erscheint. An ihr betheiligen sich sowohl die äussere aus dem Darmfaserblatte gebildete, als auch die innere Schichte der Darmanlage, das Darmdrüsenblatt. Da Reptilien, Vögel und Säugethiere hierin übereinstimmen, wird dieser Zustand als ein fundamentaler zu betrachten sein, der zugleich auf die Formverhältnisse des Leberorgans bei Amphioxus und vielen wirbellosen Thieren (Würmer, manche Mollusken) verweist und in jenen vergleichbare Einrichtungen erkennen lässt.

Fig. 270.



Durch Wucherungen des Darmfaserblattes und Verbindung desselben vorzüglich mit dem venösen Abschnitte des Gefässystems, dann durch gleichzeitige Wucherungen des Darmdrüsenblattes entstehen Verhältnisse, welche die Leber der Craniota von jener der Acrania sowohl als der wirbellosen Thiere unterscheiden. Während die erste Anlage der Leber als eine Ausbuchtung erscheint, gehen die ferneren Differenzirungen aus Wucherungen des Darmdrüsenblattes hervor, welche solide Stränge bilden, die überall ins Darmfaserblatt und den in dasselbe eingebetteten Gefässapparat einwachsen, und, neue Sprossen treibend, sich schliesslich unter einander netzförmig verbinden. Diese anfänglich soliden Stränge stellen sammt ihren secundären etc. Ausläufern das Leberparenchym her, und lassen mit dem Auftreten intercellulärer Gänge, die in den Strängen ihren Weg nehmen, die Gallenwege hervorgehen. Die beiderseitig entstandenen Leberlappen sind dabei untereinander zu Einem Organe verschmolzen. Die zwei primitiven Ausbuchtungen stellen, nachdem sich die Gallenwege von ihnen aus ins Leberparenchym

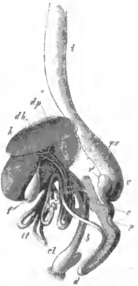
Fig. 270. Anlage des Darmcanals und seiner Anhangsgebilde von einem *Hunde-Embryo*, von der Ventralfläche dargestellt. *a* Ausbuchtungen des Darmrohrs nach den Visceralspalten. *b* Anlage des Schlundes und Kehlkopfes. *c* Anlage der Lungen, *d* des Magens, *f* der Leber. *g* Dottersackwände in ihrer Verbindung mit dem Mitteldarm. *h* Enddarm. (Nach Bischoff.)

bildeten, und sich ins Netzwerk der Zellenstränge desselben fortsetzten, die Ausführgänge der Leber vor.

Die auf diese Weise differenzirte Leber bildet somit ein einheitliches, meist sehr voluminöses Organ, welches in eine vom vorderen Abschnitt des Darmrohrs zur vorderen Bauchwand tretende Peritonäalduplicatur sich einbettet. Nur bei den Myxinen erhalten sich beide Hälften von einander getrennt. In der äusseren Gestalt ist sie durch die Mannichfaltigkeit der Lappenbildung sehr verschieden.

Bei den Fischen treffen wir sie bald nur als eine einzige ungelappte Masse (viele Knochenfische, Petromyzon), bald aus zwei Lappen bestehend (Selachier, viele Knochenfische), bald ist sie in eine grössere Anzahl von Lappen und Läppchen getheilt (Knochenfische). In zwei grössere Abschnitte getheilt besitzen sie die Amphibien; einfach ist sie meist bei den Schlangen, und nur am Rande gekerbt bei den Sauriern, bei Crocodilen und Schildkröten in zwei Lappen getheilt, die bei den letzteren weit auseinander gerückt durch eine schmale Querbrücke vereinigt werden. Die Andeutung zweier Lappen tritt bald mehr bald minder auch in der Classe der Vögel (Fig. 271. *h*) vor und ist bei den Säugethieren die Regel, da zwar bei Carnivoren, Nagern, einigen Beutelthieren, Affen und Anderen, mehrlappige Formen vorhanden sind, die sich aber immer auf zwei grössere Hauptlappen zurückführen lassen.

Fig. 271.



Im Verhalten der Ausführgänge (Ductus hepato-enterici) ergeben sich zahlreiche Modificationen, die in Bezug auf die ursprüngliche Duplicität dahin aufzufassen sind, dass entweder der erstere Zustand fortbesteht, oder dass die beiden Ausführgänge allmählich mit einander verschmelzen, d. h. sich vom Darme her zu Einem Gange umwandeln, oder dass endlich eine Rückbildung der primären Ausführgänge erfolgt, wobei Canäle secundärer Ordnung zu Ausführgängen werden, die dann in grösserer Anzahl vorkommen, z. B. bei Eidechsen und Schlangen. An diesen Ausführgängen findet sich eine einseitige blindsackartige Ausbuchtung, die Gallenblase (Fig. 271. *f*), und zwar in sehr mannichfachen Beziehungen und keineswegs als constantes Gebilde. —

Fig. 271. Darmcanal von *Ardea cinerea*. *i* Oesophagus mit Kropf. *pv* Drüsenmagen. *v* Muskelmagen. *v'* Antrum Pylori. *d* Duodenalschlinge. *it* Mitteldarm. *b* Enddarm. *c* Stück eines der beiden Blinddärme. *cl* Cloake mit Bursa Fabricii. *h* Leber. *dh* Ductus hepato-entericus. *f* Gallenblase. *p* Bauchspeicheldrüse. *dp* Ductus pancreaticus.

Die Bauchspeicheldrüse entsteht auf eine äh
Leber, aus einer hinter der Anlage der letzteren sich bil
der Darmwand. Die Epithelschichte dieser Ausbuchtung
aus welchen unter fortgesetzter Knospung die Drüsenläpp
führgängen entstehen, indess der Ductus pancreaticus a
sich bildet. Dieses nur in einzelnen Abtheilungen der Fis
dem Anfange des Mitteldarms oder auch dem Magen
Organ verbindet seinen Ausführgang häufig mit jenem d
ihm nahe an diesem in den Darmcanal ein. Nicht selten
führgänge vor (bei Schildkröten, Crocodilen, Vögeln
thieren), von denen einer in der Regel mit dem Duct
verbunden ist.

Ausser den grösseren und kleineren Lappen sind an der
Läppchen wahrzunehmen, die von jenen anderer Drüsen ein v
darbieten. Durch die netzförmige Verbindung der bei der Anlag
den Zellenstränge kommt es in der Leber der Wirbelthiere nicht
sonderter Drüsenlappchen. Indem die grösseren Gallenwege z
verlaufen und immer aus mehreren benachbarten Lappchen G
welche aus netzförmig angeordneten Intercellulargängen stamm
nicht von einander zu sondern. Ein ähnliches Verhalten der
die innige Verbindung. Ueber den feineren Bau der Leber s. Hi

Das Verhalten der Ausführgänge der Leber zeigt
Eigenthümlichkeiten. Ein Ductus hepato-entericus besteht bei
chiern in den Spiraldarm mündend (Fig. 267. *C. d*), in dessen Wa
verläuft. Meist setzen zwei, zuweilen auch mehrere grössere
Canal zusammen, der meist noch eine Gallenblase aufnimmt, und
dem Ductus cysticus an als Ductus choledochus bezeichnet wird.
Gallenblase (bei Teleostiern) einen langen Blindcanal vor. Sie ka
substanz verborgen sein. Dann können auch mehrere Ductus h
treten, oder diese münden in den Ductus cysticus oder ins Ende
(z. B. bei manchen Säugethieren). Bestehen mehrere Ductus he
diese in der Regel Maschennetze untereinander und durchsetzen a
drüse (Schlangen, Eidechsen). (Beschreibungen bei Duvernoy, An
Pagenstecher, Würzb. naturwiss. Zeitschr. I. S. 248) An einem
die Gallenblase vor. Zwei Ductus hepato-enterici finden sich in d
(einer nur bei Buceros), wovon dann einer die Gallenblase ange
Ductus choledochus aus einem Ductus cysticus und einem oder
tici zusammensetzt.

Bei den Säugethieren ist das Vorkommen eines einzigen
hepato-entericus) die Regel, der bei dem Vorhandensein einer Gal
ten Abschnitte zerlegt wird. Das Variabelste ist das Verhalten d
Ausführgängen, deren Anordnung man durchaus nicht nach der
darf, die ein aus secundärer Anpassung hervorgegangenes Gebild
denen Theilen der Ausführwege entstehen kann. Sie fehlt bei P
Vögeln bei Rhamphastus, Cuculus, vielen Papageien, den Tauben,
amerikanischen Strausse. Von Säugethieren entbehren ihrer viel
choerus, Dipus, Castor etc., die Walthiere, Tylopoden, Hirsche,
Einhufer. Auch bei Elephas fehlt sie, dessen Leber durch eine aus
der Gallengänge ausgezeichnet ist (Schröder v. d. Kolk).

Die Bauchspeicheldrüse stellt eine meist vielfach gelappte Drüse vor. Compacter ist sie bei Amphibien und Reptilien, auch bei Vögeln, wo sie stets in der Duodenalschlinge liegt (Fig. 271. p). Dieselbe Lage behält sie bei Saugethieren, häufig beträchtlich ausgebreitet (Nager), und dann in grössere Lappen getheilt. Nicht selten (fast regelmassig bei Vögeln), bestehen zwei Ausführgänge, zuweilen sogar drei (Taube, Huhn), die getrennt von einander ausmünden.

Mesenterium.

§ 233.

Mit der Bildung des Darmcanals entsteht die ihn überkleidende Peritonäalduplicatur, durch welche er an die hintere Bauchwand befestigt wird. Diese den Darm umfassende Doppellamelle stellt das Mesenterium vor, von dem der zum Magen tretende Abschnitt als Mesogastrium bezeichnet wird. Letzteres schlägt sich aber nicht einfach um den Magen, wie das Mesenterium des grössten Theils des Mitteldarmes, sondern beide Lamellen des Mesogastriums gehen von dem Magen in eine zur vordern Bauchwand sich fortsetzende Doppellamelle über, die erst an letzterer Stelle wieder mit dem Peritonaeum der Bauchwand zusammenhängt. In dieser Fortsetzung des Mesogastriums zur vorderen Bauchwand ist die Leber aufgetreten, welche dadurch nicht nur gleichfalls einen Peritonäalüberzug erhält, sondern auch durch denselben sowohl mit dem Darmrohr (speciell dem Magen und dem Anfange des Mitteldarms), wie mit der ventralen Wandung der Leibeshöhle in Zusammenhang sich findet. So lange das Darmrohr seinen ursprünglich geraden Verlauf behält, sind auch die Verhältnisse des Mesenteriums einfach, und Besonderheiten werden nur durch theilweises Schwinden grösserer Strecken desselben, z. B. bei Fischen, hervorgerufen. Auch die Volumsentfaltung der Leber bedingt Veränderungen an der vom Magen zur vorderen Bauchwand tretenden Duplicatur, die an dem Verbindungsstücke mit dem Magen als kleines Netz bezeichnet wird, während ihr vorderer zur Leibeswand tretender Abschnitt das Ligamentum suspensorium der Leber vorstellt. Andere Veränderungen werden durch die Krümmung des Magens und durch die Verlängerung des Mitteldarms hervorgerufen, durch welch' letztere das Mesenterium sich in krausenartige Falten auszieht. Diese Verhältnisse treten bereits bei Fischen auf und zeigen sich noch einfach bei Amphibien, dann bei den Schlangen und Eidechsen, bei Schildkröten und Crocodilen besonders durch Veränderung der Lage und Form des Magens modificirt.

Am bedeutendsten sind die Veränderungen des Mesogastriums der Säugethiere, welches mit einer Lageveränderung des Magens in einen weiten Sack auswächst (Bursa omentalis), der entweder über die Schlingen des Mitteldarms herabhängt, wie bei den meisten Säugethieren, oder den Magen theilweise umhüllt (Wiederkäuer). Das Mesenterium des Enddarms bleibt bei den Wirbelthieren mit kurzem Enddarm in seinem primitiven Zustande. Bei der bei den Säugethieren stattfindenden Längenentfaltung der als Colon bezeichneten Strecke des Enddarmes folgt das Mesenterium als Mesocolon mit, und

rückt zugleich mit einem Abschnitte gegen die Wurzel empor, so dass beide dicht beieinander entspringen. Vo allmählich Verbindungen des Mesocolons mit der hintere Mesogastriums vor sich, die mit der beim Menschen bes eines Theiles des Colon (C. transversum) in die hintere W abschliessen. Zugleich verwachsen hier die vordere un Netzbeutels unter einander, wodurch das somit aus zusammengesetzte Omentum majus entsteht.

Durch Resorptionsvorgänge am Mesenterium werden bei strecken im freien Verlauf durch die Bauchhöhle angetroffen. I hinteren (oberen) Bauchwand wird dann nur durch die zum Darm bewerkstelligt. So ist bei Petromyzon der grösste Theil des Dar chiern ist es der Klappendarm. Für die Vögel treten mit der Entv nalen Luftsäcke und der Verbindung derselben mit dem Periton hältnisse auf, sowie nicht minder durch verschiedengradige Lä zelner Abschnitte des Darmrohrs.

Bezüglich der Anordnung der Mesenterien, besonders der O s. Cuvier, Leçons. IV. II.

In den Mesenterien von Amphibien und Reptilien sind Züg nicht selten in grosser Verbreitung zu finden, z. B. bei Salamandı bei Schildkröten. Sie bilden bei manchen Sauriern, z. B. bei I matophora u. a. starke Stränge, vorzüglich im Ligamentum hepat vorderen von der Bauchwand zur Leber tretenden Duplicatur. S. 246. Leydig, Untersuchungen etc. S. 44. und Rathke, D. W. den die Eileiter umfassenden Peritonäalduplicaturen kommen Säugethieren vorzüglich in den breiten Mutterbändern entwickelt.

Athmungsorgane.

1) Kiemen.

§ 234.

Die Verbindung der Athmungsorgane mit dem Integı den Wirbellosen in grösserer Ausdehnung bestand, hat b einer anderen Einrichtung Platz gemacht. Wenn auch Function des Integuments noch fortbesteht, so ist diese Werthe der zur Athmungsverrichtung differenzirten Orga neter Natur.

Die Athmungsorgane der Wirbelthiere sind stets mit bunden; sie sind Gebilde, die von der Wand des Darm wie sehr auch die beiden Hauptformen, unter denen die auftreten, von einander verschieden sind. Nur mit w (Balanoglossus, Tunicaten) haben die Wirbelthiere diese B canals gemein.

Beiderlei Organe theilen sich nach den Medien, ir mung geschieht, in zwei verschiedene Reihen. Die Athmung im Wasser angepasst und die hierzu sich aus

werden als **Kiemen** bezeichnet. Diese stehen im Zusammenhang mit dem Visceralskelet, dessen Theile bereits oben als **Kiemenbogen** aufgeführt wurden. Der von diesen Kiemenbogen umgürtete Abschnitt des Nahrungscanals fungirt somit als Athmungs- oder Kiemenhöhle. Der wesentliche Charakter der Kiemenbildung liegt auch hier in einer gegen das zu respirirende Medium gerichteten Oberflächenvergrösserung, die entweder durch Blättchen oder durch cylindrische Fortsätze geschieht. Solche Theile besetzen in mannichfaltiger Ausbildung die Bogen des Visceralskelets und umschliessen das respiratorische Blutgefässnetz. Was die Vergrösserung der respirirenden Oberfläche betrifft, so findet sich als niederster Zustand eine Vermehrung der Kiemenbogen bei einfachem Verhalten der Kiemen selbst. Daran reiht sich eine Reduction von Kiemenbogen mit Ausbildung der an den fortbestehenden Bogen befindlichen Kiemen, welche durch die vorerwähnten Kiemenblättchen sich mannichfach compliciren.

Bei *Amphioxus* ist dieser Kiemenapparat bei bedeutender Anzahl der Kiemenbogen am einfachsten gestaltet. Der vorderste Theil des Tractus intestinalis ist zwischen den Stäben des Visceralskelets (s. S. 665) von einer grossen Zahl von Spalten durchbrochen. Durch letztere gelangt das vom Munde aufgenommene Wasser an dem respiratorischen Gefässnetze vorüber, in einen an der Bauchfläche mit einem Porus branchialis ausmündenden Raum. Dieser entsteht durch das Auswachsen zweier seitlichen Hautfalten über die anfänglich frei auf die Körperoberfläche mündenden Kiemenspalten. Mit dem Verschmelzen dieser Hautfalten von vorne nach hinten werden die Kiemenspalten nach und nach bedeckt, und führen aus dem Darme in jene Athemhöhle. Die Vermehrung der Kiemenspalten, zwischen denen das respiratorische Gefässnetz sich vertheilt, ersetzt den Mangel der Kiemenblättchen.

Aehnliche Beziehungen bieten die *Cyclostomen*, jedoch in viel weiter geführter Ausbildung. Die anfänglich gleichfalls einfache Spalten darstellenden Durchbrechungen der Darm- und Leibeswand differenziren sich in längere Röhren, deren mittlerer Theil unter Erweiterung seines Raumes den Kiemensack (Fig. 272. *br*) vorstellt. Von der Wand der Kiemensäcke erheben sich blättrige Falten, die Kiemenblättchen, in denen das respiratorische Gefässnetz sich ausbreitet. Jeder Kiemensack steht durch einen »inneren Kiemengang«

Fig. 272.

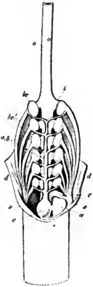


Fig. 272. Athmungsorgan von *Myxine glutinosa* von der Bauchseite. *o* Oesophagus. *i* Innere Kiemengänge. *br* Kiemensäcke. *br'* Aeussere Kiemengänge, die sich zu einem gemeinschaftlichen bei *s* ausmündenden Kiemengange jederseits vereinigen. *c* Ductus oesophago-cutaneus. *a* Vorhof des Herzens. *v* Herzkammer. *a.b* Kiemenarterie, an jede Kieme einen Ast abgehend. *d* Seitenwand des Leibes nach aussen und rückwärts umgeschlagen. (Nach Joh. Müller.)

mit dem Anfangsstücke des Darmrohrs in Verbindung. Nach aussen leit ein äusserer Kiemengang (*br'*). In dem Verhalten dieser beiden von jede Kiemensacke entspringenden Canäle bestehen manche Differenzen. Jede innere Kiemengang mündet entweder für sich am Darmrohre nach inne (Bellostoma, Myxine) (Fig. 272), oder alle vereinigen sich in ein unter de Darm verlaufendes medianes Athmungsrohr, welches, vorne mit dem Darm rohr verbunden, den einzelnen Kiemensäcken Wasser zuführt (Petromyzon) Die äusseren Kiemengänge kommen entweder einzeln an der Seite des Kör pers zur Ausmündung (Bellostoma, Petromyzon), oder die sämmtlichen Gäng einer Seite vereinigen sich in einen hinter dem Kiemenapparate liegende Porus branchialis (Fig. 272. *s*), wobei linkerseits noch ein besonderer aus de Speiseröhre kommender Canal (Ductus oesophago-cutaneus) (*c*) hinzutrit (Myxine). Diese verschiedenen Formen lassen sich aufeinander zurückführe und sowohl für das Verhalten der inneren als auch der äusseren Kiemengänge ist jener Zustand als der ursprüngliche zu erachten, welcher di directere Verbindung des Darmes mit der Körperoberfläche vermittelt. Sowohl die Bildung des Athmungsrohrs, als auch die Vereinigung der äussere Kiemengänge ist das Ergebniss einer späteren Differenzirung.

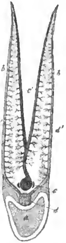
Bei den übrigen Fischen stehen die Kiementaschen in engerer Beziehun zum Visceralskelet. Die hier auftretenden Erscheinungen berechtigen zun Schlusse, dass jeder Bogen des Visceralskelets Kiemen trug. Der erst Visceralbogen (Kieferbogen) ist hiervon nicht ausgenommen, wie aus de grossen Verbreitung einer Kieme an der bei vielen *Selachiern* vorhandenen zwischen dem ersten und zweiten Bogen (Kieferbogen und Zungenbeinbogen) gelegenen Oeffnung, dem Spritzloch, hervorgeht. Auf dieses ein rückgebildete Kiementasche darstellende Spritzloch folgen die eigentliche Kiementaschen, deren in der Regel fünf existiren, nur selten (bei Notidaniden sechs bis sieben. Die Wand der ersten Kiementasche wird vorn vom Zungenbeinbogen, hinten vom dritten primitiven Kiemenbogen dargestellt, und s verhalten sich ähnlich die übrigen Taschen. Bei allen erstreckt sich ein vo dem inneren Visceralskelet ausgehendes Septum nach aussen und dient al Hinterwand einer vorhergehenden, als Vorderwand einer nachfolgende Tasche. Wie die Taschen mit spaltförmigen von den knorpeligen Kiemenbogen begrenzten Oeffnungen in die Mundhöhle sich öffnen, so münden si andererseits mit ebenso vielen Spalten an der Seite des Körpers aus (bei de Rochen auf der ventralen Fläche). An den Wandungen der Kiementaschen die von den knorpeligen Kiemenstrahlen gestützt werden, liegen die Reihe der Kiemenblättchen, von denen im embryonalen Zustande fadenförmige Verlängerungen, als äussere Kiemen, nach aussen treten. Aeussere Kieme besitzt dann auch das Spritzloch. An der letzten Kiementasche ist nur di vordere Wand mit einer Kieme versehen.

Aus diesem Verhalten sind die Kiemeneinrichtungen der *Ganoiden*, un von diesen jene der *Teleostier* abzuleiten. Die Spritzlochkieme, die bei de Selachiern im ausgebildeten Zustande des Thiers nicht mehr als respiratorisches Organ fungirt, da sie arterielles Blut empfängt und solches wiede abgibt, erleidet zunächst die bedeutendsten Rückbildungen. Bei Ganoiden

von denen einige (z. B. Acipenser Polypterus) ein Spritzloch besitzen, ist die Kieme, obgleich sie häufig noch vorhanden, niemals ein respiratorisches Organ, sie wird daher als Pseudobranchie bezeichnet. Polypterus und Amia entbehren ihrer. Den Knochenfischen scheint sie zu fehlen, oder hat alle Aehnlichkeit mit einer Kieme verloren.

Die am Zungenbeinbogen angebrachte vordere Kiemenblättchenreihe der Selachier kommt unter den Ganoiden als Kiemendeckelkieme gleichfalls noch vor (Acipenser, Lepidosteus), und fungirt als Kieme. Ebenso besteht sie während der embryonalen Stadien der Teleostier, allein hier nur in vergänglicher Weise, denn sie verliert ihre respiratorische Bedeutung, und erleidet Rückbildungen. Bald besteht sie nur aus einer am oberen Abschnitte des Kiemendeckels befestigten kurzen Kiemenblättchenreihe, bald ist sie näher an die Schädelbasis gerückt. Häufig besitzt sie keine vorspringenden Blättchen, sondern liegt ganz unter der Schleimhaut verborgen. Auch in diesem Zustande können noch knorpelige Stäbchen in ihr vorkommen, die von dem ursprünglichen Verhalten des Organs übrig geblieben sind. Bei noch weiterer Rückbildung (z. B. bei Esox) erscheint sie als ein drüsenartiges aus einzelnen Läppchen zusammengesetztes Gebilde, das aber durch seine Lagerung sowie durch sein Verhalten zu den Blutgefässen mit den minder rückgebildeten Formen der Opercularkieme übereinstimmt.

Fig. 273.



Bezüglich der übrigen Kiemenblattreihen ist bei Ganoiden und Teleostiern nicht minder eine Veränderung eingetreten. Mit dem gänzlichen Verluste des äusseren Kiemenskelets ist das bei den Selachiern von jedem inneren Kiemenbogen entspringende Septum geschwunden oder auf einen schmalen Saum reducirt. Letzteres ist bei den Stören der Fall, und verhält sich auch ähnlich bei den Chimären. Dadurch kommen die Reihen der Kiemenblättchen in unmittelbare Beziehung zu den betreffenden Kiemenbogen und werden sich demnach in zwei Reihen (Fig. 273. *b b*) an allen jenen Bogen angeordnet vorfinden, welche zwischen je zwei Kiementaschen verliefen. Die vordere Kiemenblättchenreihe am Kiemenbogen eines Teleostiers oder Ganoiden entspricht somit der Kieme an der hintern Wand der Kiementasche eines Selachiers, und die hintere Blättchenreihe einer Teleostierkieme der vorderen Kieme in der Kiementasche eines Selachiers.

Gewöhnlich sind vier Kiemenbogen mit Kiemenblättchen besetzt. Doch bieten sich hiervon mancherlei Ausnahmen, indem der vierte Bogen nur eine einzige Reihe von Blättchen trägt, oder indem auch nur drei Blättchen tragende Bogen vorkommen. Daran

Fig. 273. Darstellung der Gefässvertheilung in den Kiemenblättchen. *a* Querdurchschnitt des knöchernen Kiemenbogens. *b b* Zwei Kiemenblättchen. *c* Kiemenarterie. *c'* Aestchen der Kiemenarterie in den Blättchen. *d* Kiemenvene. *d' d'* Aestchen der Kiemenvene in den Kiemenblättchen. (Nach Cuvier.)

reihen sich noch bedeutende Reductionen, indem mit
Blättchen am vierten sowie der hinteren Blättchenreihe
vierte Kiemenspalte sich schliesst. In dem Verhalten
hinsichtlich ihrer Zahl, Grösse und Gestalt sind gleichfal
wahrzunehmen. Von diesen mag die Umbildung in z
bei den Lophobranchiern hervorgehoben werden. D
der Scheidewände der Kiementaschen erscheinen letz
zwischen den Kiemenbogen. Damit tritt zugleich der
zusammen und wird sowohl von der mit dem Zungen
dung stehenden Membrana branchiostega, als auch v
bedeckt. Indem der letztere einen vom Kieferstiel aus
ragenden Deckel vorstellt, werden die Kiemenspalten
in der von jenen Fortsätzen überwölbten Athmungshöhl

Die Bildung der Kiemenblättchen als äusserlich nich
muss als ein secundärer Zustand angesehen werden, in
die ersten Kiemenblättchen als fadenförmig verlänger
spalten vorragende Organe erscheinen. Bei den übrige
Zustand übersprungen, und es kommen die definitiven
Entwickelung.

Dagegen treffen wir solche äussere Kiemen wiede
wo sie als Vorläufer innerer Kiemen wie bei den Sela
erscheinen als zwei bis drei Paare verästelter Blättche
von ebenso vielen Kiemenbogen entspringen. Bei d
bleibt dieser Apparat in Function. In den Kiemenspal
ständige Communication der Mundhöhle mit dem umg
den übrigen Amphibien gehen diese äusseren Kiemen v
ungeschwänzten Amphibien, denen sie nur während
zukommen, einer Entfaltung kürzerer Kiemenblättchen,
vier Bogen des Visceralskelets aufgereihter Kiemen, Pla
Beendigung des Larvenstadiums trifft auch diese, wi
der Derotremen und Salamandrinen eine Rückbildung,
spalten schwinden. Nur bei den Derotremen bleibt jede
während bei den Salamandrinen und Anuren jede S
vorhandenen Kiemenapparates zu Grunde geht.

Die Verschiedenheit der Ausdehnung des Raumes der Athm
und bei den Cranioten entspricht einer auf verschiedene Weise
serung der respiratorischen Fläche. Bei Amphioxus, dem
verlaufen die Gefässe einfach am Gitterwerk des Kiemengerüs
sind die Blutgefässe auf jedem Kiemenblättchen in ein reiches u
aufgelöst, und die Fläche jedes Blättchens wird noch durc
mannichfacher Art vielfach vergrössert. Ueber den Bau der K
blättchen siehe Dollinger, Abh. d. math. phys. Cl. d. Acad
Alessandrini, Comment. Acad. Bonon. III. IV.

Die Zahl der Kiementaschen der Cyclostomen belauft sich
heterotrema sind rechterseits nur 6 vorhanden, bei Bdellosto
nur 6. Eine solche Reduction ist auch bei Myxine ersichtlich,

Kiementasche ganz fehlt, indess sie links nur durch einen Canal, den Ductus oesophago-cutaneus, vertreten ist.

Die Spritzlöcher finden sich bei manchen Selachiern nur im Jugendzustande vor (Carcharias) und werden später durch einen von der Rachenhöhle ausgehenden Blindsack angedeutet. Sie sind bald sehr weit, bald ausserordentlich eng. Kleine äussere Mundungen besitzen sie bei den Ganoiden: Acipenser, Spatularia, Polypterus, bei letzterer Gattung von einer knöchernen Klappe bedeckt. Ueber die von den Amphibien an bestehenden Beziehungen dieser ersten Visceralspalte zum Gehörorgane s. oben §. 225. Verbindungen mit dem Gehörorgan werden übrigens auch schon bei Selachiern angedeutet, indem der Spritzlochcanal gegen die Aussenfläche der Labyrinthwand des Schädels einen Fortsatz ausschickt (Scyllium, Mustelus, Galeus u. a.). Die im Spitzloche vorhandenen Kiemenblättchen bilden sich in die Pseudobranchie um oder schwinden völlig, selbst wenn ein Spitzloch fortbesteht (Scymnus, Lamna). Dagegen können sie erhalten bleiben, wenn auch das Spritzloch verschwindet (Carcharias). — Die sogenannte Pseudobranchie der Teleostier ist eine andere als die der Selachier, mit der sie meist wegen der übereinstimmenden Anordnung der Blutgefässe zusammengeworfen ward, sie ist die Kieme des Zungenbeinbogens, Opercularkieme. Somit bestehen bei Embryonen der Teleostier fünf Kiemen, zu denen noch eine sechste auf kurze Zeit fungirende kommt, indem der letzte Kiemenbogen der in die unteren Schlundknochen sich rückbildet, gleichfalls einige Zeit eine Kieme trägt (C. Vogt, Embryol. des Salmones. S. 226). Die Reduction der Kiemenzahl ist daher, wenigstens bei einem Theile der Teleostier, eine erst im Laufe der Ontogenese erworbene.

Die Reduction der Kiemenblattreihen bei den Teleostiern schreitet von hinten nach vorne zu. Während bei Vielen der vierte Kiemenbogen nur eine vordere Kiemenblattreihe besitzt, fehlt auch diese bei Manchen (Lophius, Batrachus, Diodon, Tetrodon etc.). Bei Malthea ist die hintere Reihe des dritten Bogens verschwunden und bei Amphipnous auch die vordere, sowie die beiden Reihen des ersten Bogens, so dass nur am zweiten eine Kieme und auch diese rudimentär sich erhält.

Die Beziehung der auf den Kiemenbogen sitzenden Kiemenblattreihen der Knochenfische zu den in den Taschen geborgenen Kiemen der Selachier lassen sich in folgendem Schema ausdrücken, wobei *b* die indifferenten Zustände der Kiemenblattreihen, *B* ihre in den einzelnen Abtheilungen differenzirte Anordnung ausdrücken soll. β bedeutet eine in eine Nebenkieme umgewandelte Kiemenblättchenreihe.

Selachier:	β'	B^1		B^2		B^3		B^4		B^5
Ganoiden: (Stör, Lepidosteus)	β'	b	b	b	b	b	b	b	b	b
Teleostier:	—	β^2	B^1		B^2		B^3		B^4	

Bei den Teleostiern kommen ausser den regelmässigen Kiemen noch besondere Organe vor, die theils respiratorischer Natur sind, theils als blosse Hilfsorgane sich herausstellen. Man kann diese in solche theilen, die aus Kiemenbogen hervorgingen, jedenfalls genetisch mit den Athmungsorganen zusammenhängen, und in solche, welche den Kiemen morphologisch fremd sind und sich erst secundär eine respiratorische Bedeutung erwarben.

Zur ersten Reihe gehören die Organe der Labyrinthobranchia; Modificationen einzelner Kiemenbogen oder Kiemenbogenglieder bilden gewundene lamellenartige Vorsprünge, durch welche ein über den Kiemen gelegener Abschnitt hergestellt wird (Anabas, Polyacanthus). S. Peters, A. A. Ph. 1853. S. 427. Ein anderer Apparat kommt bei Clupeiden vor, und besteht aus einem spiralig gewundenen, als Ausstulpung der oberen Rachenschleimhaut erscheinenden Schlauche (Kiemenschnecke), der meist mit dem oberen Gliedstücke des vierten Kiemenbogens zusammenhängt, und in

seinen Wandungen Fortsätze dieser Skelettheile enthält. Diese respiratorischer Apparat, sie ist sehr entwickelt bei Heterotis, S. darüber HYRTL's Untersuchungen in D. W. 1855 und 1862. dendritisch verzweigte Fortsätze von Kiemenbogen, die in beso der Kiemenhöhle geborgen noch ein respiratorisches Gefässnetz t Clarias).

Zu der zweiten Reihe zählen Fortsatzbildungen de erstreckt sich bei Saccobranchus jederseits ein langer Schlauch v in die Seitenrumpfmuskeln, und bei Amphipnous geht jederseits dem Kopfe empor. Die Eingangsöffnung liegt im oberen seitlic über der ersten Kiemenspalte. Beide Bildungen enthalten respira ist aber keineswegs bestimmt, ob sie der Wasser- oder Luftath den Angaben von TAYLOR (Edinburgh Journal of Science. V. 1 phinous mit Luft gefüllt getroffen werden sollen. S. HYRTL, D. V

Die Ueberdachung der Kiemenspalten durch den Kiemendec branchiostega bildet einen sehr verschiedengradigen Verschluss, ihm in die Athmungshöhle führende Spalte kann bald weit (z. B. l einen kurzen Schlitz reducirt sein (Mormyri, Plectognathi). Be Symbranchus in eine einzige mediane Oeffnung zusammen.

Verschieden ist das Verhalten der Kiemen der *Dipnoi*. Opercularkieme, meist als Nebenkieme bezeichnet. Die zweite bei Lepidosiren (L. paradoxa), und fehlt, wie auch die Kieme Rhinocryptis (L. annectens). Diese letztere besteht dagegen bei L vierte, wogegen der fünfte Bogen kiemenlos ist. Rhinocryptis a Bogen eine doppelte Kiemenblattreihe. Bei Rhinocryptis b äussere Kiemen und zwar jederseits drei unverästelte Anhän der inneren Kiemen versorgt werden.

Die äusseren Kiemen der *Amphibien* bleiben da, wo sie auf einer niederen Entwickelungsstufe stehen (Anuren); bei Per tremen und Salamandrinen entfalten sie sich zu reichen Büscheln nach der Dauer der Larvenperiode, die mit dem Aufenthalte im bei Salamandrinen verschieden lange Zeit, unter Umständen s dererseits können manche Perennibranchiaten bei Veränderung Kiemen verlieren, und auch die Kiemenspalten sich schliessen las (Amblystoma) gezeigt hat. Somit gibt sich hier in den Athmungs von Anpassungsfähigkeit kund. Bei den Derotremen bleibt stets Kiemen eine Kiemenspalte offen, und bei den Cöcilien zeigen einige Zeit lang eine offene Spalte.

Bei einigen Perennibranchiaten, z. B. bei Siredon, werden Theile von einer Hautfalte bedeckt, ähnlich dem Kiemendeckel d Hautfalte entwickelt sich auch bei den Anuren als Decke der inn allmählich nach hinten, so dass jederseits nur eine Spalte zu Kiemensacke führt. Die beiderseitigen Spalten nähern sich eina Medianlinie, und fliessen endlich weiter nach hinten zu einem kl durch welches das beim Athmen aufgenommene Wasser seinen A jederseits gebildeten weitern Kiemenhöhle entwickeln sich auch

Umwandlungen der Kiemen treten bei einigen Anuren auf, d Bruttaschen des Weibchens sich entwickeln, z. B. bei Notodelpl Kiemen finden sich hier zwei von den Kiemenbogen entspringen glockenförmige Hautausbreitung übergehen. (WEINLAND.)

2) Schwimmblase und Lungen.

§ 235.

Die zweite Form der Athmungsorgane der Wirbelthiere wird durch Ausbuchtungen und Wucherungen der primitiven Darmwand gebildet, welche hohl werden und Luft aufzunehmen geeignet sind und endlich an ihren Innenflächen ein respiratorisches Gefässnetz entwickeln. Diese Apparate treten mit der Aenderung der Lebensweise in Function. Indem sie zur Einführung von Luft in ein mit dem Darm in Verbindung stehendes Hohlraumsystem dienen, geben sie die Anpassung an das Leben ausserhalb des Wassers oder doch an der Oberfläche desselben zu erkennen.

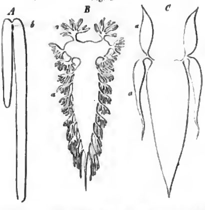
Die Reihe dieser Organe beginnen mit Bildungen, die nicht sogleich als respiratorische auftreten, obgleich sie, von dem Verhalten des Gefässnetzes abgesehen, mit den wirklich respiratorischen vor allem die Genese, und damit auch das Wesentlichste der Structur gemein haben. Da man diesen Vorläufern der für die Luftathmung verwendeten Apparate eine hydrostatische Bedeutung zulegte, hat man sie als Schwimmblasen bezeichnet.

Solche Organe fehlen den Cyclostomen. Bei den *Selachiern* (einigen Haien) findet sich ein dorsal in den Schlund mündendes Rudiment einer Schwimmblase, welches nicht sowohl als Anlage, denn als rückgebildeter Zustand betrachtet werden darf. Den *Ganoiden* kommen Schwimmblasen allgemein, den Teleostiern in grosser Verbreitung zu. Prüfen wir die bei Ganoiden bestehenden Einrichtungen näher, so treffen wir sie als einfache oder als paarige Säcke, die mit dem Schlunde durch einen kürzeren oder längeren Luftgang in Verbindung stehen. Der Luftgang mündet in der Regel an der oberen Wand des Munddarms aus, an derselben Stelle, wo bei den Selachiern der kurze Blindsack sich vorfindet. Sehr weit nach hinten ist die Ausmündung des Luftgangs bei Acipenser gelegt. Die Schwimmblase verbindet sich hier mit dem Magen, dagegen treffen wir bei Polypterus eine paarige Schwimmblase (Fig. 274. *A*) mit Ausmündung an der unteren Wand des Oesophagus, und bei Lepidosteus ist die dorsal gelagerte, äusserlich einfache Blase durch sie durchsetzende Trabekel in zwei Längshälften getheilt, deren jede durch zahlreiche Vorsprünge und Balken wieder in kleinere zellige Hohlräume zerfällt. In der letzteren Vorrichtung drückt sich eine Oberflächenvergrösseruug aus. Auch bei Amia ist die zellige Schwimmblase durch eine Falte getheilt und läuft nach vorne in zwei kurze Hörner aus. Die Ausmündung in den Darm geschieht bei den 3 letzterwähnten Ganoiden mit einer Längsspalte, die in einen kurzen etwas engeren Ductus pneumaticus führt. Wir finden also bereits bei den Ganoiden eine grosse Mannichfaltigkeit in dem Verhalten der Schwimmblase, welche Zustände aus dem Verhältniss der ganzen, nur auf wenige lebende Formen beschränkten Abtheilung beurtheilt werden müssen. Bedeutungsvoll ist es, dass in diesen verschiedenen Zuständen der Schwimmblase der Ganoiden bereits alle wesentlichen Einrichtungen erkannt werden können, welche das Organ bei den Teleostiern noch als Schwimmblase, bei den höheren Wirbelthieren als Lunge zeigt.

Der Luftgang erscheint bei vielen *Teleostiern* als vorübergehende Bildung, indem er nach der Entwickelung der Schwimmblase wieder verschwindet, und bei vielen ist die Bildung der Schwimmblase gänzlich sistirt.

Die Verbindung des Luftganges mit dem Darm zeigt bedeutende Verschiedenheiten. Die Einmündung kann sowohl oben als seitlich geschehen, und zwar an allen Abschnitten des Munddarms vom Schlunde an bis zum Ende des Magens. Bezüglich der Formverhältnisse besteht eine ausserordentliche Mannichfaltigkeit, sowohl bei den Schwimmblasen mit, als bei jenen ohne Luftgang. Eine Quertheilung in zwei hinter einander liegende Abschnitte, von denen der letztere den Luftgang absendet, besteht bei den Cyprinoiden; bei Anderen kommen seitliche Ausbuchtungen vor, die als Fortsätze der verschiedensten Gestalt sich darstellen (Fig. 274. *B. C. a*) und in mehr oder minder reiche Ramificationen übergehen können. Die Wandung des Organes bietet in ihrer Textur ähnliche Verhältnisse wie die Darmwand, doch ergeben sich manche eigenthümliche, für unsere Zwecke eine untergeordnete Bedeutung besitzende Differenzirungen. Dahin gehören auch die verschiedenen Anpassungen der Schwimmblase an andere Apparate, wie z. B. die Verbindung mit dem Hörorgane bei vielen Physostomen.

Fig. 274.



Die Umwandlung der Schwimmblase in eine Lunge ist bei den *Dipnoi* vor sich gegangen. Wenn das Organ in seinen äusserlichen Verhältnissen noch mit einer Schwimmblase, wie z. B. jener von Polypterus übereinstimmt, so ist durch das Auftreten zuführender Venen und abführender Arterien eine wesentliche Aenderung aufgetreten, die von nun an das Organ als Athmungsorgan erscheinen lässt.

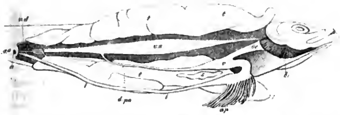
Ueber die Schwimmblase s. Beschreibungen bei G. FISCHER, Versuch über die Schwimmblase. Leipzig 1795. RATHKE, Neueste Schriften der naturf. Ges. zu Danzig. I. Halle 1825. JACOBI, Diss. de ves. aerea pisc. Berol. 1840. Bezüglich der Entwickelung v. BAER, Untersuch. über d. Entw. d. Fische. Leipzig 1835. Zahlreiche Bemerkungen bei CUVIER u. VALENCIENNES, sowie bei J. MÜLLER, Myxinoiden. Ueber das Schwimmblasenrudiment der Selachier s. MIKLUCHO, Jenaische Zeitschr. III.

Bezüglich des Ductus pneumaticus ist als häufigste Ausmündungsstelle der Oesophagus zu nennen, ziemlich dieselbe Stelle, von der die Schwimmblase ihre Entwickelung

Fig. 274. Verschiedene Formen von Schwimmblasen. *A* von *Polypterus bichir* nach J. MÜLLER. *B* von *Johnius lobatus*. *C* von *Corvina trispinosa* nach CUVIER und VALENCIENNES. *a* Anhänge der Schwimmblase. *b* Mündung.

nimmt. Wo die Einmündung weiter nach hinten zu vorkommt, bildet sich diese Lageveränderung nach und nach aus. Seitwärts mündet der Luftgang bei Erythrinus; bei den Clupeiden führt er in den Blindsack des Magens (s. Fig. 275). Der Luftgang (*d pn*) besitzt je nach der Lagerung der Schwimmblase zum Darm verschiedene Länge. Kurz ist er bei allen Ganoiden, auch den Salmonen, lang bei Silurus und Cyprinoiden. Mit der dorsalen Einmündung des Luftganges steht die Lagerung der Schwimmblase in Zusammenhang. Meist ist nur ihre untere Fläche vom Peritonaeum bekleidet. Zuweilen

Fig. 275.



verlässt ihr hinteres Ende die Leibeshöhle und kann sich dann entweder mit zwei Ausläufern längs des Schwanzes unter der Muskulatur hinziehen, wie bei vielen Acanthopteren (Squamipennes, Sparoiden, Mäniden etc.), oder in einen besonderen, von den unteren Bogen der Schwanzwirbelsäule gebildeten Canal oder sogar in den Caudalcanal treten (Gymnotus, Ophiocephalus), der zuweilen durch Offenbleiben sich diesem Verhältnisse anpasst. Auch die Rippen des Caudalabschnittes können einen solchen Canal zur Aufnahme der Schwimmblase bilden (Mormyri). Vordere Verlängerungen der Schwimmblase kommen gleichfalls vor (s. Gehörorgan), auch Umschliessung eines Abschnittes der Blase von einer mit vorderen Wirbelkörpern zusammenhängenden Knochenkapsel (z. B. Cobitis). Die verschiedensten, besonders durch Ausbuchtungen oder Theilungen erzeugten Formen finden sich an den des Luftgangs entbehrenden Schwimmblasen. Zellige Schwimmblasen finden sich unter den Teleostiern bei manchen Welsen, bei Gymnarchus, bei Erythrinus.

Vielen Fischen kommt eine eigenthümliche Vertheilung der Blutgefässe in der Schwimmblase zu, indem sie hier häufig die Wundernetze herstellen. S. J. Müller, Gefässyst. d. Myx. S. 90.

§ 236.

Mit der Ausbildung der zweiten Form der Athmungsorgane entsteht an Stelle der unmittelbaren Einmündung in den Pharynx ein besonderes Canalsystem, die **Luftwege**, die als aus- und einleitende Apparate fungiren, und anfänglich mit den Lungen zugleich angelegt, zu complicirten Einrichtungen sich ausbilden. Während ursprünglich die Lungen selbst die bedeutendsten Theile sind, nehmen allmählich die Luftwege an Ausbildung zu, indem sie sich in mehrere Abschnitte gliedern, die mit neuen Functionen ausgestattet werden. Unter den letzteren spielt der stimmerzeugende Apparat die hervorragendste Rolle.

Fig. 275. Eingeweide von *Clupea harengus*. *oe* Speiseröhre. *v* Magen. *i* Mitteldarm. *ap* Pförtneranhänge. *a* After. *br* Kiemen. *t* Hoden. *vd* Ausführgang derselben. *g* Genitalporus. *vn* Schwimmblase. *d.pn* Ductus pneumaticus.

Für die Differenzirung der Luftwege haben wir als
kurzen, weiten, beide Lungen mit dem Pharynx verbi
ser entfaltet in seinen Wandungen mit grösserer Lä
Knorpel gebildete **Stützorgane** und geht weitere So
er sich in zwei zu den Lungen führende Aeste spaltet.
wegen ein paariger und ein unpaariger Abschnitt zu
sind bei den *Amphibien* meist von beträchtlicher Kü
dieser Luftwege erscheinen zwei seitliche Knorpelstr
die auf den Anfang der Lungen (*b*) sich fortsetzen
(Fig. 276. *B*) trennen sich von dies
oberen Enden (*a*) ab und bilden di
besonderen Abschnitt, den wir n
richtung der Stimmerzeugung betra
kopf oder Stimmlade bezeichnen.
Theil von den übrigen Luftwegen
rend die letzteren in dem unpaaren
und in dem paarigen, den Bronch
Verhältnisse darbieten, ergeben sic
deutendere Verschiedenheiten. —
bilden jene beiden Knorpel (*a*), di
bezeichnen wollen, eine Stütze für
Kehlkopf umschliessende Falten.
wirkte Lageveränderung dieser Kno
oder Schliessung des Eingangs zun
daher auch functionell von grösse
mehr indifferenten als Stützen sich
Jene Stellknorpel ruhen auf den vo
den Längsknorpelleisten, von den
und welche durch quere, gegenein
sätze nach vorne zu sich verbinden.
Urodelen als bei den meisten Anure
paarer die Stellknorpel tragender
(Fig. 276. *C. c*).

Fig. 276.

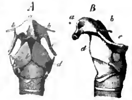


Bei den *Reptilien* ist zwar die Verbindung der bei
ständiger, allein durch den continuirlichen Zusammenh
Stellknorpeln wird besonders bei Schlangen der nieder
doch ist bei anderen die Ablösung jener Knorpel (Fi
gegangen; auch bei Sauriern besteht dies Verhalten
die Stellknorpel tragende Abschnitt sich zu einem se
Ringe umgeformt hat. Dadurch wird ein zweiter T
ringförmiger Knorpel unterscheidbar, der bereits bei

Fig. 276. Knorpel des Kehlkopfs bei Amphibien und Reptilien
Salamandra, *C* von *Rana*, *D* von *Python*. *a* Stellknorpel
b Stützknorpel, bei *A. B* und *C* das Skelet des unpaaren und
Luftwege bildend, bei *D* blos vom Anfange des unpaaren
dargestellt. (Nach HENLE.)

in Bildung begriffen ist. Bei Schildkröten und Crocodilen ist dieser schärfer vom Trachealskelet abgesetzt und erscheint mit seinem Vordertheile in beträchtlicher Verbreiterung. Nicht selten geben sich Andeutungen einer Zusammensetzung aus mehreren Knorpelringen an ihm zu erkennen. Bei den *Vögeln* wird dieses ringförmige Stück aus einem vorderen breiteren und zwei hinteren schmalen Theilen zusammengesetzt, auf welch' letzteren noch ein kleines aufsitzt, welches die Stellknorpel trägt. Bei den *Säugethieren* ist das grosse Ringstück der Reptilien in zwei Abschnitte getheilt, indem die vordere hohe Platte ein besonderes Stück, den Schildknorpel (Fig. 277. *a*), vorstellt, während ein zweites, vorzüglich hinten sehr massives Stück ringförmig bleibt und an seinem hinteren höheren Abschnitte die Stellknorpel (Cart. arytaenoideae) auf sich befestigt hat.

Fig. 277.



Diesem Kehlkopfskelete verbinden sich noch andere Theile, die mehr oder minder zur Stimmerzeugung dienen. Stimmbänder finden sich bei den meisten Anuren und unter den Sauriern (Geckonen und Chamäleonten), dann bei den Crocodilen, wo sie in allen Fällen als Differenzirungen von Schleimhautfalten sich darstellen. Den Schlangen fehlen sie durchaus. Bei den *Vögeln* liegt der Stimmapparat in dem unteren Abschnitte der Luftwege, dem sogenannten unteren Kehlkopf, welcher Einrichtung der Stimmbandmangel im eigentlichen Kehlkopfe entspricht. Unter den Säugethieren sind sie nur bei den Walthieren rückgebildet und bieten im Wesentlichsten Anschlüsse an die beim Menschen bekannten Einrichtungen.

Mit der Differenzirung einzelner Knorpelstücke aus dem ursprünglichen Laryngotrachealknorpel treten gesonderte Muskeln zur Bewegung der frei gewordenen Abschnitte auf. Diese sind bei den Reptilien durch einen Verengerer und Erweiterer vertreten, die auch mit einigen Modificationen bei den Vögeln vorkommen. Die Säugethiere bieten eine grössere Complication dar, die theils in der Zahl, theils in der Anordnung der Muskeln sich ausspricht. Im Wesentlichen entsprechen sie jenen des Menschen. Die gesammte zwischen Schildknorpel und Stellknorpeln liegende, letztere zum Theil umziehende Muskulatur ist von einfacheren Zuständen ableitbar. Die als Epiglottis bekannte Vorrichtung ist bei Reptilien nur durch einen vom Stützknorpel ausgehenden, zuweilen nicht unansehnlichen Fortsatz angedeutet, der auch bei Vögeln sehr entwickelt vorkommt. Doch besitzen manche derselben eine besondere Epiglottis, deren Knorpel mit dem Stützknorpel nur durch Naht verbunden ist. Diese Formen vermögen aber niemals den Eingang zum Kehlkopf vollständig zu decken. Vollständig getrennt ist der Epiglottisknorpel bei den Säugethieren, wo er einen über den Eingang zum Kehlkopf sich legenden Schutzapparat bildet. Bei den Sirenen erfährt er eine Rückbildung, während er bei den Walfischen zu einem langen rinnenförmigen Stücke umgestaltet ist, das mit den gleichfalls verlängerten Stellknorpeln

Fig. 277. Zungenbein mit Kehlkopf eines *Affen* (Cercopithecus faunus). *A* von vorn, *B* seitlich. *a* Zungenbeinkörper. *b* vordere, *c* hintere Hörner. *d* Schildknorpel.

einen an die hintere Nasenöffnung emporragenden Kegel bildet, durch wel chen die Luftaufnahme und Abgabe erfolgt.

Der vom Kehlkopf beginnende Abschnitt der Luftwege sondert sich b einem Theile der Amphibien deutlicher in die Trachea und die beiden Aest derselben, die Bronchi, welche letztere unmittelbar in die Wandunge der Lungensäcke übergehen. In die Wand der letzteren erstrecken sich d Enden der Laryngotrachealknorpel bald als feine Ausläufer (Menobranchu: Menopoma), bald als breitere, seitliche Fortsätze aussendende Stücke (Bufo Indem am vorderen Ende jener Leisten die Queräste gegeneinander wachse (vergl. Fig. 276. *C. b*), stellen sich die Anfänge von Knorpelringen dar. Solcl sind an der meist langen Trachea der Reptilien entwickelt, bald ungeschlos sen, bald auch vollständig geschlossen. In der Verbindung der Ringe unt sich vermittelst Längsleisten, wie es namentlich bei Schlangen und Saurie zu beobachten ist, gibt sich das primitive Verhalten zu erkennen.

Die Trachea der *Vögel*, immer durch beträchtliche Länge ausgezeichne bietet die Trennung der meist vollständig geschlossenen Ringe in ausgedehn terem Maasse. Denselben Bau besitzen die beiden Bronchi. An einzelne Stellen finden sich an der Trachea nicht selten Erweiterungen, sowie au Abweichungen vom geraden Verlaufe bei manchen Vögeln vorkommen.

Am eigenthümlichsten erscheint die den Carinaten zukommende Bildun eines unteren Kehlkopfes, an welchem sowohl das Ende der Trache als auch die Anfänge der Bronchi theilnehmen. Nur selten ist das Ende d Trachea oder die beiden Bronchi ausschliesslich in die Kehlkopfbildung ein gegangen. Die Formveränderungen dieser Abschnitte bestehen in einer seit lichen Compression, oder in der Verschmelzung einiger Ringe des Tracheen endes. Letzteres wird durch eine vom Theilungswinkel der Trachea vor springende knöcherne Leiste (Steg) halbirt. Dieses modificirte Luftröhrenen bildet die Trommel. Vorne und hinten setzt sich der Steg bogenförmig ab wärts fort und hält eine Schleimhautfalte wie in einem Rahmen ausgespan (Membrana tympaniformis interna). Zwi schen dem letzten Tracheal- und dem erste Bronchalringe oder auch zwischen eine Paare von modificirten Bronchalringe spannt sich eine andere Membran aus, d bei Annäherung jener Ringe erschlafft nac innen vorspringt (Membrana tympaniform externa). Diese Membranen fungiren a Stimmbänder. Bei den Singvögeln tritt no eine vom Stege sich erhebende Falte hinz welche für die Stimmbildung von Bedeu tung erscheint. Sie bildet eine Fortsetzu der Membrana tympaniformis interna. Durc die an beiden Bronchen vorhandenen Stimm

Fig. 278.

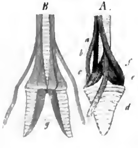


Fig. 278. Unterer Kehlkopf. Singmuskelapparat des *Raben*. *A* von der Seite, *B* v vorne gesehen. *a*—*f* Muskeln zur Bewegung des unteren Kehlkopfes. *g* Membra tympaniformis.

membranen wird eine doppelte Stimmritze begrenzt. Die Thätigkeit einer besonderen Muskulatur ändert sowohl den Spannungszustand der Stimmbänder, d. h. der Ränder der Stimmembranen, mannichfach, und verengert oder erweitert zugleich die Stimmritzen. Mehrere Paare an die Luftröhre tretender Muskeln wirken als Niederzieher derselben und erschlaffen die Stimmbänder. Ausser diesen findet sich noch ein aus fünf bis 6 Paaren gebildeter Muskelapparat (Fig. 278. *a—f*), der auf den unteren Kehlkopf beschränkt erscheint. Er zeichnet eine Abtheilung der Carinaten aus, die man darnach als Singvögel unterscheidet.

Die Differenzirung der Luftwege zeigt bereits bei den *Amphibien* beträchtliche Verschiedenheiten, vorzüglich in der Entwickelung des unpaaren Abschnittes. Bei Menopoma und Amphiuma ist derselbe ansehnlich lang. Seine beiden, vorne die Stellknorpel tragenden Stützknorpelstreifen verlaufen bei Menopoma auf einen paarigen Abschnitt, und sind vorne zu breiter, und an der dorsalen Fläche unter einander in Zusammenhang. Bei den Cöcilien ist der vordere Abschnitt des Stützapparates des längeren Luftrohrs gleichfalls zusammengeflossen, und löst sich nach hinten zu in Querringe auf. Die bedeutendere Entwickelung des paarigen Abschnittes trifft sich unter Reduction der unpaaren bei den Anuren. An jedem der beiden, auf die Bronchi sich fortsetzenden Knorpelstreifen zeigt sich die Tendenz zur Ringbildung. Am meisten sind die beiden von der Stimmlade entspringenden Bronchi sammt Knorpelgerüst bei den Aglossa entwickelt. Das Verhalten der beiden Abschnitte der Luftwege ist also bereits hier ein schwankendes.

Bei den *Reptilien* ist zwar die Sonderung eines Kehlkopfs von der übrigen Luftröhre vielfach noch wenig deutlich, und es sind eigentlich nur die Stellknorpel, welche fast beständig discrete Stücke vorstellen, allein bei den Crocodilen und Schildkröten bestehen an dem ringförmigen Theile neben den Andeutungen einer Zusammensetzung aus einzelnen Ringen noch andere Differenzirungen, von denen der Kehlkopf der Vögel abzuleiten ist. Daher sind diese Verhältnisse von Wichtigkeit. Bezüglich der Verschmelzung aus einzelnen Ringen, die durch Auswachsen der primitiven Längsleisten hervorgingen, ist deren Vorkommen an der vorderen Wand des Kehlkopfs bei allen Schlangen (die Peropoden ausgenommen) bemerkenswerth. Daran schliessen sich mehrere Eidechsen, indessen andere eine Verschmelzung dieser Ringe zu einer einfachen Platte aufweisen. Die hintere Wand des Kehlkopfgerüstes ist theilweise offen (z. B. Iguana), oder die vorne verschmolzenen Ringe setzen sich getrennt nach hinten fort. Einen völlig geschlossenen Knorpelring trifft man als Stütze des Kehlkopfs bei Crocodilen und Schildkröten, wo er hinten meist niedrig, vorne oder an den Seiten höher ist. Die Stellknorpel erscheinen meist als dreieckige Stücke unter verschiedenem Verhalten einzelner Fortsätze. Durch Ausdehnung der Basis des Dreiecks (z. B. beim Gavial) und mit Bildung einer Concavität (Crocodilus), formt jeder Stellknorpel ein bogenförmiges Stück (Alligator), welches vom hinteren Rande zum vorderen Rande des Schildringknorpels sich ausspannt. Aehnliche, nur minder stark gekrümmte Bogen bilden die Stellknorpel von Schildkröten (Trionyx, Testudo, Kinosternon), während sie bei anderen (Chelonia) an die einfachere Form (bei Rhamphostoma) sich anschliessen. Bei Chelonia ist aber eine andere Sonderung aufgetreten. Ein bei Testudo zwischen der hinteren Befestigung beider Stellknorpel liegender unansehnlicher Höcker stellt bei Chelonia und Emys ein gesondertes Knorpelstück vor, welches bei ersterer vom ringförmigen Knorpel, an dem die Stellknorpel grösstentheils aufliegen, sich zwischen die letzteren emporschiebt. Bei Emys schliesst es den Ring ab, indem der grössere Knorpel hinten ungeschlossen ist. Dadurch wird eine Anknüpfung an den Kehlkopf der *Vögel* geboten. Der Schildringknorpel zerfällt hier in drei

Stücke, ein medianes vorderes, und zwei seitliche, nach hinten sich erstreckende. Diese Sonderung besteht jedoch weniger am Knorpel selbst, als sie sich vielmehr bei dessen Ossification bildet, man muss daher diese drei Stücke als zusammengehörig betrachten, wie sie denn auch aus Einer Anlage hervorgehen. Spuren einer Zusammensetzung aus Ringen fehlen auch hier nicht, indem nahe am unteren Rande des vorderen Abschnittes hin und wieder Querspalten vorkommen. Dasselbe Mittelstück läuft nach vorne in eine Spitze aus, welche die Epiglottis repräsentirt. Gesondert ist dieser Knorpeltheil beim Schwan. Das bei Chelonia ansehnliche, dem hinten geschlossenen Schildringknorpel aufsitzende unpaare Stück ist bei den Vögeln noch mehr reducirt, es trägt die Stellknorpel. Wo die hinteren Enden des Schildknorpels fest aneinander schliessen, z. B. bei Raubvögeln, sitzt es jenen auf, wo sie eine Lücke zwischen sich lassen, fügt es sich in diese ein, z. B. bei Schwimmvögeln, Hühnern etc. Häufig ist es von Fortsätzen der Stellknorpel bedeckt. Bezüglich des Kehlkopfs von Amphibien und Reptilien s. HENLE, Vergleichend anatomische Beschreibung des Kehlkopfs. Leipzig 1839.

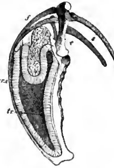
Während bei den Vögeln eine Reduction des hinteren unpaaren Stützknorpels der Stellknorpel vorhanden war, sehen wir denselben weiter entwickelt bei den *Säugethieren*. Er stellt bei einem Theile einen nach vorne zu offenen Ring vor, so bei Cetaceen und manchen Carnivoren (Ursus, Mustela u. a.). Bei den Uebrigen ist er geschlossen und seine hohe hintere, die Stellknorpel tragende Platte, bildet auch hier noch das Hauptstück. Damit ist er zur Cartilago cricoides geworden, die vorne von dem ansehnlichen Schildknorpel umfasst wird. Mit der Bildung des Ringknorpels haben die Stellknorpel eine andere Lagerung eingenommen, sie legen sich nicht mehr wie bei Reptilien und Vögeln gegen den Rand des Schildknorpels, sondern richten sich frei gegen den vom Schildknorpel umzogenen Raum empor. Die obere Spitze läuft bei manchen in einen hakenförmigen Fortsatz aus (Schweine, Pferde), der bei den anderen als ein selbständiges Knorpelchen (Cartilago Santoriniana) vorkommt. Auch die Cartilagines Wrisbergianae finden sich als Verdickungen in den Plicae ary-epiglotticae hin und wieder vor. Ueber den Stimmbändern buchtet sich die Schleimhaut jederseits in eine Tasche aus (Ventriculus Morgagnii), die zuweilen eine bedeutende Ausdehnung erreichen können. Andere zur Bildung von luftführenden Säcken sich gestaltende Ausbuchtungen kommen bei einigen Cetaceen (Balaena rostrata, mysticetus) zwischen Schild- und Ringknorpel vor. In grösserer Verbreitung trifft man ähnliche Säcke bei Affen. Bei Mycetes sind die Morgagni'schen Taschen zu drei Säcken ausgedehnt, von denen der mittlere zwischen Epiglottis und Schildknorpel austritt und in eine vom Körper des Zungenbeins gebildete Knochenkapsel sich einbettet (G. SANDIFORT, N. Verhand. Nederl. Inst. V). Bei den anthropoiden Affen geht ein solcher Kehlkopfsack gleichfalls von jedem Morgagni'schen Ventrikel ab. Beim Chimpanse nur klein, sind sie beim Orang und Gorilla sehr beträchtlich und verzweigen sich bei letzterem nach verschiedenen Richtungen, theils seitlich am Halse, theils auf der Brust herab bis in die Achselhöhle. Bei anderen Affen der alten Welt ist nur ein unpaarer, zwischen Schildknorpel und Epiglottis austretender Kehlsack von meist geringerem Umfange vorhanden. Ueber den Kehlkopf der Säugethiere s. WOLFF, De organo vocis mammal. Berol. 1812. BRANDT, Observat. anat. de mammal. quorund. vocis instrumento. Berol. 1826. MAYER, Ueber den Bau des Organs der Stimme bei dem Menschen, den Säugethieren und einigen grösseren Vögeln. N. A. Acad. L. Car. XXV. II.

Im Bau und Verlaufe der Luftröhre ergeben sich nicht mindere Verschiedenheiten. Im Allgemeinen findet sich bei Reptilien und Vögeln eine bedeutendere Längsentwickelung vor. Sie bildet Krümmungen bei Cinixys und bei Crocodilus acutus. Auch bei Vögeln bestehen solche, bald am Halse (einige Penelopiden, dann bei Tetrao urogallus u. s. w.), bald in der Brust, wo sie entweder frei liegen (Platalea leucorodia) oder von knöchernen Theilen der Brustwand umschlossen sind. Bei Numida cristata umschliesst sie die Furcula, bei Cygnus musicus und Bewickii und Grus cinereus liegt die Tracheal-

schlinge im Sternum (Fig. 279). Unter den Säugethieren bildet die Trachea bei Bradypus eine bis nahe ans Zwerchfell herabsteigende Schlinge.

Die Weite der Trachea wechselt bei manchen Vögeln an einzelnen Abschnitten. Oft verengert sie sich abwärts, zuweilen erweitert sie sich in der Mitte (Männchen der Enten) oder auch gegen das Ende hin. Zwei erweiterte Stellen sind bei Mergus merganser, Anas crecca, rufina, histrionica etc. vorhanden. — Durch eine Scheidewand ist sie bei Aptenodytes getheilt, eine solche besteht auch bei Procellaria an der unteren Hälfte. Die Knorpelringe der Trachea sind bei den Reptilien bald ungeschlossen, bald geschlossen. Letzteres trifft sich bei den Schlangen am vorderen, bei Schildkröten und Crocodilen meist am letzten Abschnitte der Luftröhre. Bei den Vögeln bleiben selten einige der ersten Ringe hinten ungeschlossen. In vielen Fällen (Singvögel, Spechte, Reiher, Kraniche, Schwimmvögel etc.) ossificiren sie. Ihre Zahl ist bei Vögeln und Reptilien die höchste, bis 350 (beim Kranich und Flamingo). Vollständige Ringbildung ist bei den Säugethieren selten vorhanden. Meist besteht ein hinterer membranöser Verschluss. Doch können auch die Enden der ungeschlossenen Ringe sich decken (Phoca, Hyaena). Bei den Cetaceen und den Sirenen besitzen viele Knorpel eine spiralige Anordnung; die ersten sind vorne ungeschlossen bei Delphinen, und bei den Balaenen erstreckt sich das auf die ganze Länge der Luftröhre.

Fig. 279.



Der Muskelapparat der Trachea der Vögel steht in Beziehung zum unteren Kehlkopfe und fehlt nur wenigen, wie den Hühnern und manchen Schwimmvögeln (Anas, Cygnus, Pelecanus u. a.), der untere Kehlkopf selbst ist auch bei den Carinaten keineswegs ganz constant. Er fehlt bei Sarcorhamphus. Bronchialkehlköpfe bestehen bei Steatornis. (J. MÜLLER, A. A. Ph. 1842) und Crotophaga Ein Trachealkehlkopf kommt bei Thamnophilus, Myiothera und Opetiorhynchus vor.

Blasenartige Erweiterungen der Trommel, die als Resonanzapparate wirken, finden sich einseitig oder doppelseitig in Gestalt knöcherner Kapseln bei Schwimmvögeln (Anas, Mergus) in verschiedener Ausbildung. Auch mit Luftzellen kann der untere Kehlkopf an der Membr. tymp. externa in Zusammenhang stehen, so bei Psophia crepitans.

Bezüglich der näheren Verhältnisse des unteren Kehlkopfs s. CUVIER, MECKEL u. A. Ferner YARRELL, Transact. Linn. Soc. XVI. SAVART, Fror. Not. Nr. 331. 332. 1826. J. MÜLLER, A. B. 1847.

§ 237.

Die als **Lungen** bezeichneten Organe erscheinen von den Amphibien an als Athmungswerkzeuge der höheren Wirbelthiere, wenn auch, wie bei allen Amphibien, während des Larvenzustandes oder bleibend (Perennibranchiaten) Kiemen bestehen. In ihrem anatomischen Verhalten bieten sie eine Reihe ähnlicher Differenzirungen wie die Luftwege dar, die zu ihnen führen, und an die Stelle einfacher Säcke treten allmählich complicirte Organe, an denen die respiratorische Fläche fortschreitend vergrössert wird.

Unter den *Amphibien* schliessen sich die Lungen vollständig jenen der Dipnoi an; bei den Perennibranchiaten bietet ihre Innenfläche wenig Ober-

Fig. 279. Brustbein und Schultergürtel von *Cygnus musicus* von der Seite. *s* Scapula. *c* Coracoid. *f* Furcula. *cr.s* Crista sterni. *tr* Luftröhre.

flächenvergrösserungen. Einfache, sehr lange, vorne erweiterte und ebenso mit einer Erweiterung endende Schläuche stellen sie bei Proteus vor. Bedeutender sind die Maschen an den Wänden der Lunge von Cryptobranchus. Sehr gering dagegen bei Triton. Auch bei anderen Salamandrinen ist dies noch häufig der Fall, indem nur einzelne Blutgefässe führende Leisten innerlich vorspringen, dagegen ist bei den Anuren eine Sonderung in kleinere Räume durch ein reiches Maschennetz aufgetreten und die Lunge wird dadurch geeignet, eine grössere Blutmenge dem Austausch der Gase auszusetzen. Dieses Verhältniss steigert sich bei den *Reptilien*. Obgleich viele, wie die meisten Saurier, sehr einfache Lungen besitzen, so ist doch sowohl bei Schlangen als bei Crocodilen und Schildkröten jede Lunge in eine Anzahl grösserer Abschnitte getheilt, die wieder in kleinere mehrfacher Ordnung zerfallen. Jeder Abschnitt stellt eine Anzahl von Läppchen dar, deren Hohlräume an ihren Wänden Balkennetze tragen. Die Communicationswege sind weite Räume. Bei den Schlangen zeigen die Lungen durch ihre lange Gestalt eine Anpassung an die Körperform; auch die Verkümmerung je einer Lunge muss hierher bezogen werden. Sie findet sich in verschiedenem Maasse vor, bis zum völligen Schwinden des Organs. Die Verlängerung der Lunge ist von der Ausbildung einer Eigenthümlichkeit begleitet, dass nämlich der letzte meist beträchtlich ausgedehnte Abschnitt der Lunge unter Vereinfachung seines Baues nicht mehr respiratorisch ist. Solche aus der Athmungsfunction tretende Abschnitte kommen auch bei Sauriern vor. Immer ist hier der vorderste über die Verbindungsstelle mit den Luftwegen hinausragende Theil mit einem dichteren Maschenwerke an den Wandungen ausgestattet. Durch von der Lunge ausgehende Fortsätze finden wir bei Chamäleo eine Einrichtung angedeutet, welche bei den *Vögeln* zu hoher Entfaltung kommt.

Hier entstehen während der Embryonalperiode gleichfalls Verlängerungen an der Oberfläche der Lunge, die sich aber mit anderen Organen in Verbindung setzen und sich zu luftführenden Hohlräumen entwickeln. Dieser pneumatische Apparat wird schliesslich aus häutigen, zwischen die Eingeweide eingebetteten Säcken oder in die Skelettheile eindringenden Schläuchen dargestellt. Wie im letzteren Falle mit dem Schwinden des Knochenmarks, an dessen Stelle ein lufthaltiger Raum tritt, eine bleibende Verringerung des specifischen Gewichtes des Thieres sich bildet, so kann durch die Füllung der zwischen die Eingeweide gelagerten Säcke eine vom Willen des Thieres abhängige Gewichtsminderung entstehen, die ebenso wie die erstere das Flugvermögen unterstützt.

Bezüglich des feineren Baues ist für die Lunge der *Vögel* eine Verbindung der feinsten Räume unter einander bemerkenswerth. Das Lungenparenchym besitzt eine spongiöse Beschaffenheit. Bei den *Säugethieren* dagegen ist der lappige Bau auf die kleinsten Abschnitte der Lunge fortgesetzt. Die Zahl der grösseren Lungenlappen ist bei den Säugethieren sehr verschieden, meist sind sie an der rechten Lunge zahlreicher als an der linken, in der Lagerung ergeben sich bedeutendere Eigenthümlichkeiten. — Während die Lungen der Amphibien sowie der Eidechsen und Schlangen

frei in die Leibeshöhle ragen, sind sie bei den Schildkröten und Vögeln an die dorsale Wand des Thorax gelagert und werden an ihrer vorderen Fläche vom Peritonaeum überkleidet. Bei den Crocodilen liegt jede Lunge in einem Pleurasacke, von dem sie einen Ueberzug erhält, und ähnlich verhalten sich die Säugethiere, deren Lungen mit einem Pleuraüberzuge bedeckt, die seitlichen Hälften der Brusthöhle einnehmen.

Eine ungleiche Entwickelung beider Lungen kommt als Anpassung an die Körperform auch den *Cöcilien* zu, ebenso den schlangenartigen Sauriern. Eine einzige Lunge besitzen unter den Schlangen ausser Hydrophis noch Vipera, Typhlops u. A. Ueber den irrespiratorischen Abschnitt der Lunge der Schlangen s. Hyrtl, Strena anatomica. Pragae 1837. — Die Scheidung der Luftwege von den Lungen ist bei vielen *Schlangen* sehr unvollkommen, indem der Bronchus oft eine Strecke weit in der Lunge weiter verlaufend, an seiner Schleimhaut maschenförmige Vorsprünge trägt. Bei Boa verläuft der Bronchus als Halbrinne eine lange Strecke in der Lunge und gibt beiderseits zahlreiche Aeste in den spongiösen Abschnitt der Lunge ab. Durch Maschenbildung auf Strecken der Bronchialschleimhaut wird auch bei Crotalus, Trigonocephalus, Vipera u. A. ein allmählicher Uebergang gebildet. Der Differenzirungsgrad des Lungenparenchyms ist bei den *Sauriern* nicht minder verschieden. Bei manchen entstehen in jeder Lunge tiefergreifende Scheidewände (Iguana), oder es finden sich in der Verlängerung des Luftröhrenastes canalartige oder rinnenförmige Bildungen, welche mit Reihen von Oeffnungen in den zelligen Hauptraum der Lunge führen (manche Geckonen etc.), oder es ist endlich jede Lunge in mehrere nur mit Luftröhrenästen communicirende Räume getheilt (Varanus), die an ihren Wandungen den Bau der einfacheren Lungen wiederholen.

Dieses Verhalten wird bei den *Schildkröten* und *Crocodilen* complicirter, besonders bei letzteren, wo jeder Bronchus mit Knorpelringen ausgestattet in die Lunge eindringt und an seinen Wänden Oeffnungen trägt, die in verschiedener Anzahl in ebenso viele besondere Säcke oder Räume der Lunge führen. Am Ende des Bronchus wird die Wand nach Verlust der Knorpel membranös und besitzt gleichfalls in Abschnitte der Lunge führende Oeffnungen.

Bei den *Vögeln* dringt der Bronchus ebenfalls schräg in die Lunge ein, verliert jedoch bald seine Knorpelringe, und stellt damit nur einen membranösen Canal vor, der sich erweitert, um im ferneren Verlaufe unter Abgabe von Aesten wieder an Durchmesser abzunehmen, und in zwei am hinteren Theile des Aussenrandes der Lunge ausmündende Endäste überzugehen. Die auf dem Wege des häutigen Bronchus entsprungenen Aeste (meist 11—12 an der Zahl) besitzen eine regelmässige Anordnung und sind in zwei Reihen geordnet. Sie verlaufen nach der Oberfläche der Lunge und geben wieder feine Canäle ab, von denen feinste Canälchen senkrecht in die Lunge treten. Ebensolche werden auch von den grösseren Canälen entsendet, wobei im Wesentlichen in dem parallelen Verlaufe der Canälchen die auch für die grösseren Canäle sich treffende Einrichtung ausgesprochen ist. Die feinsten Canälchen bieten Ausbuchtungen dar und geben endlich in ein schwammiges Gewebe über.

Ganz verschieden hiervon verhält sich die Lunge der *Säugethiere*. Jeder der beiden Bronchi theilt sich bei seinem Eintritt in die Lungen dichotomisch in feinere Bronchien, die meist unter spitzem Winkel hervorgehen. Diese besitzen noch Knorpelringe, die aber bei fortgesetzter Theilung verloren gehen. Sehr bald fehlen sie bei einigen Beutelthieren und Prosimien, dann bei den Chiropteren und bei Myceles. Dagegen bleiben sie bei den im Wasser lebenden Säugethieren auch an engeren Branchien noch vollständig in der Ringform erhalten und selbst an den kleineren noch kenntlich. Aus der Endverzweigung der Bronchien entstehen erweiterte terminale Bläschen, die an den Endzweigen traubig angeordnet sind und wieder mehrfache Ausbuchtungen, Alveolen, besitzen. Diese Endbläschen sind am grössten bei den Cetaceen.

Als eine den Cetaceen (Delphinus, Monodon), Wiederkäuern u
same Eigenthümlichkeit ist das Vorkommen eines vor der Bifurcatio
den dritten Bronchus anzuführen, der zu einem Abschnitte d

Die Luftsäcke der *Vögel*, die, neun an der Zahl, von den
Iretenden Bronchialöffnungen ausgehen, sind anfänglich solid
mittlerer ist unpaar, communicirt mit beiden Lungen und liegt
Furcula. Von den anderen sind die beiden abdominalen die bede
den Darm bedeckend bis ins Becken. Vor diesen trifft man jed
den seitlichen und hinteren Theilen des Thorax, und endlich ents
Seite des ersterwähnten emporsteigend. Ausser der Verbindung
Verbindungen mit den Knochenräumen sind sämmtliche Säcke ges
nication mit den Knochen wird durch die vorderen und hinte
stelligt, die hiezu besondere Fortsätze aussenden. Die hiedurch
cität der Knochen erstreckt sich bei vollkommener Ausbildung ü
Skelets. Ausgenommen ist das Skelet der Hand und des Fusses,
Unterschenkelknochen, dagegen sind Wirbel und Sternum fast
ebenso Humerus und Femur, von denen der erstere nur bei ma
sem Verhalten ausgeschlossen ist.

Vergl. ausser den schon angeführten Schriften über die Lun
Verhalten der Luftsäcke NITZSCH, Comment. de respirat. animaliu
quibus Aves spiritum ducunt. Wirceb. 1816. RETZIUS, Mém. A
LEREBOULLET (op. cit.). SAPPEY, Recherches sur l'appareil res
Paris 1847.

§ 238.

Ein besonderes mit dem Darmcanal nur bezüglich
den Athmungsorganen nur durch benachbarte Lagerung in
des Organ bildet die Schilddrüse (Glandula thyreoidea)
Abschnürung eines Theiles
des primitiven Darmrohrs (
aus einem Complexe von Bl
thelauskleidung besitzen
webe vereinigt sind. Bald
durch mehrfache solche
vorgestellt, bald bildet sie
Bei Fischen liegt das Orga
des Kiemenarterienstamm
bei Selachiern und Ganoid
leostiern erkannt, wenn es
mal nur unansehnlichen U

Bei den Amphibien lie
der Kehlgegend als ein pa
den Urodelen (unpaar bei P
stämmen verbunden, bei
seits einige an Grösse ve
vorstellend. Als ein unpa

Fig. 280.



Fig. 280. Thymus (*th*) und Thyreoidea (*t*) eines reifen Embryo von *Bu*
h Zungenbeinhorn.

liegendes Gebilde erscheint sie bei den Reptilien, doppelt ist sie dagegen bei den Vögeln vorhanden (Fig. 280. t), bei denen sie am Ursprunge der Carotiden gelagert ist. Unter den Säugethieren bleibt sie bei den Monotremen, vielen Beutelthieren, Edentaten und Einzelnen aus anderen Abtheilungen gleichfalls getrennt, während sie bei Anderen ihre beiden seitlichen Massen durch eine mediane Querbrücke verbunden hat. Immer liegt sie dem Kehlkopf an.

Während für die Thyreoidea wenigstens durch ihre erste Bildung eine Beziehung zu einem Organsysteme nachgewiesen ist, so ist ein zweites Organ, das mit der Thyreoidea aufgezählt zu werden pflegt, auch in genetischer Hinsicht noch ziemlich dunkel. Es ist die Thymus. Als solche betrachtet man ein gleichfalls aus drüsenartigen Follikeln zusammengesetztes Gebilde, welches in grössere und kleinere Lappen zerfällt, und seine kleinsten Bläschen mit Zellen gefüllt erscheinen lässt. Bei den Selachiern liegt das Organ auf den Kiemensäcken, zwischen diesen und der Muskulatur des Rückens, und beim Stör und manchen Teleostiern hält man ähnliche an der hinteren oberen Grenze der Kiemenhöhle vorkommende Follikel für dasselbe Organ. Bei den Amphibien trifft man die Thymus als ein kleines Knötchen hinter dem Winkel des Unterkiefers. Aehnlich erscheint sie bei den Reptilien, bei Schlangen und Schildkröten über dem Herzen an der Carotis gelagert, und bei Crocodilen in Uebereinstimmung mit den Vögeln (Fig. 280. *th*) vom Herzbeutel bis zum Unterkiefer emporreichend. Der untere Abschnitt ist bei Säugethieren der entwickeltere, so dass sie nur selten aus der Brusthöhle heraustritt. Bei Allen ist sie in den Jugendzuständen am beträchtlichsten entwickelt, erleidet dann Rückbildungen und nur bei Wenigen behält sie den früheren Umfang.

Ueber Thyreoidea und Thymus s. Ecker in R. Wagner's Handwörterb. d. Physiolog. IV. S. 107. Leydig, Untersuch. ūb. Fische u. Reptilien. Berlin 1853. S. 26 u. 61. Ueber die Thyreoidea der Cetaceen und Beziehungen zwischen Thymus und Thyreoidea s. Turner, Edinb. Roy. Soc. Transact. XXII. II. Ausser der Thyreoidea schnüren sich vom Darmdrüsenblatte noch andere Partien ab, so sah Remak die Säume der beiden hinteren Visceralspalten beim Hühnchen in rundliche, der Schilddrüse ähnlich gebaute und benachbart gelagerte Körper übergehen, die allmählich sich rückbilden. Die Entwickelung der Thymus findet nicht aus dem Darmdrüsenblatte, sondern aus dem mittleren Keimblatte statt. Unter den Vögeln ist die Ausdehnung am beträchtlichsten bei den Raubvögeln, während sie bei Anderen (Hühner, Schwimmvögel, Stelzvögel) nicht weit über die Mitte der Halslange reicht. Bei diesen bildet sie sich aber langsamer als bei Anderen zurück. — Unter den Säugethieren persistirt sie lange bei Pinnipediern und Delphinen.

Bei verschiedenen Säugethieren findet sich in der Nähe der Thymus noch ein Organ, welchem ein dieser im Allgemeinen ähnlicher Bau zukommt. Dieses als Fettdrüse (Rudolphi) oder Winterschlafdrüse (Barkow) benannte Gebilde erstreckt sich als eine gelappte Masse vom oberen Theile der Brusthöhle aus an den Hals in die Achselhöhle oder sogar bis zum Rücken, und ist bei Insectivoren (Erinaceus, Talpa, Sorex), vielen Nagern (Arctomys, Cricetus, Myoxus, Lepus u. a.) und den Chiropteren vorhanden. Die Function des Organs ist ebenso unbekannt wie seine morphologischen Beziehungen. Nur bezüglich der Structur ist sicher, dass keine wirkliche Drüse vorliegt. Ueber den Bau s. Ecker (l. c.), Hirzel und Frei (Z. Z. XII. S. 165).

Kreislauforgane.

§ 239.

Die ernährende Flüssigkeit der Wirbelthiere bewegt sich in abgeschlossenen Canälen mit selbständiger Wandung und nur selten nimmt diese Bahn einen lacunären Charakter an. Dadurch unterscheidet sich die Bahn von jener der Mollusken, schliesst sich aber enger an die bei Würmern bestehenden Verhältnisse an. Ihre Hohlräume bilden ein System von Canälen, ein Gefässsystem. Communicationen der Binnenräume dieses Gefässsystems mit den umgehenden Medien fehlen; der gesammte Apparat ist vollkommen abgeschlossen. Die Hauptstämme besitzen eine mediane Lagerung und verzweigen sich nach der Gliederung des Körpers. In der allgemeinsten Anordnung erinnern manche Verhältnisse an Einrichtungen Wirbelloser, und man kann in dem Verhalten der Längsstämme zum Darmcanal, besonders zum respiratorischen Abschnitte desselben, diese Beziehungen noch weiter begründet finden. Eine bedeutende Verschiedenheit tritt aber mit der Ausbildung eines Centralorgans auf, denn während dieses bei den Wirbellosen meist aus dem Dorsalgefässtamme oder einem Theil desselben entsteht, sehen wir es bei den Wirbelthieren aus einem ventralen Abschnitte gebildet.

In den beiden grossen Gruppen der Wirbelthiere bieten sich bezüglich der Bewegungscentren der ernährenden Flüssigkeit bedeutende Verschiedenheiten dar, so dass wir den bei *Amphioxus* vorhandenen Apparat von jenem der Craniota scharf trennen müssen. Bei dem ersteren erscheinen alle grösseren Gefässtämme contractil und erinnern dadurch an die bei Würmern bestehenden Einrichtungen. Die Fortbewegung des Inhaltes des Gefässsystems wird an vielen Stellen gefördert, ohne dass eine vor der andern bevorzugt wäre. Bezüglich der Anordnung dieser Gefässe ergibt sich Folgendes: Unter dem respiratorischen Abschnitte des Darmcanals zieht ein Längsstamm hin, welcher in regelmässigen Abständen Aeste zum Kiemengitter entsendet. Wir können diese als Kiemenarterien bezeichnen. Sie sammeln sich in einen über den Kiemen gelagerten Stamm, die Aorta, von wo aus weitere Vertheilungen im Körper vor sich gehen. Jede Kiemenarterie besitzt an ihrem Ursprunge in einer contractilen Anschwellung eine herzartige Bildung. Das vorderste Paar der Kiemenarterien läuft in zwei den Mund umziehende, ebenfalls contractile Bogen aus und verbindet sich zum Anfang der Aorta (vergl. Fig. 260). Von diesem Gefässtamme aus findet eine Vertheilung von arteriellen Blutgefässen in den Körper statt. Das aus dem Körperkreislaufe rückkehrende Blut sammelt sich in einen über dem als Leber erscheinenden Blinddarm verlaufenden Venenstamm, welcher sich in den subbranchialen Arterienstamm fortsetzt. Das an der Darmwand vertheilte Blut tritt gleichfalls in einen besonderen Venenstamm zusammen, vertheilt sich jedoch wieder in den von letzterem aus an den Blinddarm tretenden Verzweigungen, und erst von da gelangt es in den grossen Venenstamm. Auch die letzt' erwähnten venösen Gefässe sind contractil. In diesen Einrichtungen sehen wir ein vereinfachtes Schema der bei den Cranioten aus-

gebildeteren Apparate, und ein grosser Theil jener Gefässe lässt sich auf das Gefässystem der letzteren beziehen. Ein unmittelbarer Uebergang von beiderlei Apparaten kann jedoch nicht angenommen werden, da ausser dem Mangel eines besonderen Centralorgans noch andere Verhältnisse eine bestehende Kluft erkennen lassen.

Statt zahlreicher contractiler Abschnitte des Gefässystems bieten die *Craniota* in dem Herzen ein einheitliches Organ für die Regulirung der Bewegung der ernährenden Flüssigkeit dar. Ueberdies unterscheiden sie sich von den Acrania durch eine Differenzirung jener Kreislaufbahnen. Das einheitliche Centralorgan geht aus einem Abschnitte der Blutbahn hervor. Ein Theil der beim Umlaufe durch den Körper durch die Gefässwand in die Gewebe ausgetretenen Flüssigkeit sammelt sich in besonderen, zum Theile lacunären Bahnen und wird allmählich wieder dem Hauptstrome zugeführt. Jene Flüssigkeit ist die L y m p h e. Ihre Bahnen bilden das L y m p h g e f ä s s s y s t e m, während die übrigen mit dem Herzen direct verbundenen Gefässbahnen das B l u t g e f ä s s y s t e m vorstellen. Indem die Lymphbahnen von der Darmwand her das durch den Verdauungsprocess gebildete plastische Material, den Chylus, aufnehmen und in den Blutstrom überführen, liefern sie demselben einen Ersatz für den auf dem Umlaufe beständig stattfindenden Verbrauch. Lymph- und Chylusgefässystem sind daher wichtige Dependenzen des Blutgefässystems und erscheinen als eine Differenzirung des bei den Leptocardiern bestehenden einheitlichen Gefässapparates. Mit dieser Scheidung der ernährenden Flüssigkeit in zwei morphologisch und functionell verschiedene Kategorien vollzieht sich eine Differenzirung ihrer Formelemente. Jene der Lymphe erscheinen als indifferentere Gebilde, einfache Zellen, den Blutzellen niederer Organismen ähnlich. In der Blutflüssigkeit dagegen sind diese Formelemente zu farbstoffhaltigen Körperchen von bestimmter, nach den einzelnen Abtheilungen verschiedener Gestalt umgebildet. Sie bedingen durch ihre Menge die Färbung des Blutes im Gegensatz zur farblosen Lymphe.

Die Formelemente der Blutflüssigkeit sind als Umbildungen der im Lymphstrome befindlichen, als »farblose Blutkörperchen« auch der Blutflüssigkeit zukommenden Zellen anzusehen. Abgesehen von Grösse-Differenzen kommen die Lymphzellen der Wirbelthiere mit einander überein, sowie sie auch mit den Blutzellen vieler Wirbellosen übereinstimmen. Dagegen bieten die Blutzellen Verschiedenheiten. Den Zellencharakter, soweit er aus dem Kerne hervorgeht, besitzen sie bei Allen, sind aber im Vergleiche mit den Lymphzellen als differenzirtere Formen anzusehen. Bei den Säugethieren besteht der kernhaltige Zustand nur in der Fötalperiode, die Kerne der Blutzellen schwinden. Ebenso allgemein ist den Blutkörperchen die platte, scheibenartige Gestalt; bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln sind sie dabei oval und biconvex, da die Mitte jeder Fläche einen leichten Vorsprung bildet; biconcave runde Scheiben stellen sie bei Säugethieren vor. Bezüglich der Grösse sind jene der Dipnoi und Amphibien (besonders von Proteus, Siren u. a.) die bedeutendsten.

Eine Vergleichung des Gefässystems der Wirbelthiere mit jenem der Wirbellosen kann natürlich nur die allgemeinsten Einrichtungen in Betracht ziehen. Wir finden für die Wirbelthiere einen dorsalen und ventralen Gefässtamm an der Athmungshöhle entwickelt und beide durch quere Bogen in Verbindung. Der dorsale setzt sich längs de

Korpers nach hinten fort, und aus seinen Verzweigungen sammeln sich wieder Stämme die zum ventralen Gefässe führen, welches zugleich als Bewegungscentrum fungirt. Di Ausbildung eines solchen Organs erfolgt sowohl bei Arthropoden als bei Mollusken au einem dorsal gelagerten Gefässabschnitte, und auch bei den meisten Würmern fungir ein Rückengefäss als Herz, wenn nicht mehrere andere, und nicht blos Längsstämme, pul sirende Organe vorstellen. Durch letzteres Verhalten wird an den Zustand des Circula tionsapparates der Leptocardier erinnert. Man kann nun von da aus durch ein Zurück treten der Contractilität an den einzelnen Stämmen, und Ausbildung eines Abschnitte des ventral längs der Athmungshöhle verlaufenden Stammes die Entstehung de Circulationsapparate der Cranioten sich ableiten. Allein das scheint mir aus zwe Gründen bedenklich. Erstens existirt bei keinem der letzteren auch nur die Andeutun eines Zustandes, der auf jenen von Amphioxus bezogen werden könnte. Das zu de frühest angelegten Organen gehörende Herz ist gleich von vornherein Centralorgan fü die Blutbewegung. Zweitens finden sich bereits unter Wirbellosen Zustände des Circu lationsapparates, wo das Herz eine mit den Wirbelthieren gleiche Lage besitzt un als Centralapparat in Function tritt. Ich meine die Tunicaten, deren Gefässystem sein bedeutendste Verschiedenheit in der variirenden Richtung der Bewegung des Blutstrom äussert. Will man also für den Circulationsapparat der Cranioten Anknüpfungsstelle aufsuchen, so wird man solche viel eher bei den Tunicaten finden, und wenn auch di Kluft zwischen diesen und den Wirbelthieren eine beträchtliche ist, so scheint es mi richtiger, auf das Uebereinstimmende eines Organsystems grösseren Werth zu legen al auf die grössere oder geringere Entfernung, die aus der Gesammtorganisation der bezüg lichen Organismen sich ergibt. Dass ich aus dieser Auffassung keine nähere Verwandt schaft der Tunicaten zu den Wirbelthieren auf Kosten der Leptocardier begründen will ist selbstverständlich. Es handelt sich hier nur um den Gefässapparat, und um de Nachweis einer noch in dieser Hinsicht zwischen Acrania und Cranioten bestehende tiefen Verschiedenheit.

Blutgefässystem.

Herz und Arterienstämme.

§ 240.

Das Herz aller Craniota entsteht aus einem einfachen Schlauche, de sich allmählich in zwei Abschnitte sondert. Davon empfängt der hintere da Blut und übergibt es dem vorderen, der es in Gefässbogen zu einem läng des Axenskeletes verlaufenden Arterienstamme leitet, von welchem die ferner Vertheilung im Körper ausgeht. Man bezeichnet den ersten Abschnitt de Herzens als Vorhof, den zweiten als Kammer. Ein besonderer, gleic beim ersten Auftreten des Herzens vorhandener Raum umschliesst Kamme und Vorkammer (Pericardialhöhle). Die Wandung dieses Raumes stellt de Herzbeutel (Pericardium) vor.

Den einfachen Zustand des Herzens treffen wir bleibend bei den *Fischen* Eine Kammer und eine Vorkammer bilden die beiden Haupt abschnitte. Die letztere empfängt aus einem dicht hinter ihr, und nu zum Theil ausserhalb des Pericardiums gelagerten Sinus venöses Blut. Si bietet in der Regel beiderseits Ausbuchtungen, welche gegen die vor ih gelegene Kammer sich seitlich verlängern (Auriculae). Die Vorhofwand zeig eine dünne, nach innen zu mit einem Balkennetze vorspringende Muskel-

schichte. Die Kammer dagegen bietet durch ein von den Wandungen her nach innen entwickeltes Maschenwerk von Muskelbalken bedeutend dickere Wände dar (Fig. 281. V) Ihr eigentliches Lumen ist gegen den äusseren Umfang um ebenso viel verkleinert als jenes Maschenwerk nach innen vorspringt. Gegen die Vorkammer zu bilden zwei dünne Klappen (Fig. 281. o) einen Abschluss und verhindern eine Rückstauung des Blutes. Der Binnenraum der Kammer setzt sich in einen besonderen, aus dem Herzen entspringenden Abschnitt fort, welcher meist eine Erweiterung darbietet und als Arterienstiel (Bulbus arteriosus) bezeichnet wird, da von ihm Arterien (*a*) entspringen. Am Ostium arteriosum finden sich gleichfalls zwei oder noch mehr Klappen vor, welche die Function der Atrioventricularklappen theilen. Der in den Arterienstiel übergehende Kammerabschnitt bietet bei den *Selachiern* und *Chimären* eine beträchtliche Verlängerung dar, welche ganz den Bau der Herzwand besitzt und gegen den Bulbus arteriosus mit taschenförmigen Klappen sich abgrenzt. Dieser Theil (Fig. 281. *B*) erscheint somit als eine Differenzirung der Kammer. Wir wollen ihn als Conus arteriosus bezeichnen, zum Unterschiede von dem der Arterie angehörigen Bulbus. Hinter den meist zu drei vorhandenen Taschenklappen lagert eine verschiedene Anzahl in Längs- und Querreihen geordneter klappenähnlicher Gebilde, die an ihrem freien Rande durch Sehnenfäden mit der Wand des Conus verbunden sind. Dieser Abschnitt der Herzkammer besteht auch noch bei den *Ganoiden*, wo er eine ähnliche Anordnung des Klappenapparates aufweist. Seltener findet er sich bei den *Teleostiern* angedeutet und immer entbehrt er hier jener klappenartigen Vorsprünge, so dass nur die an der Grenze gegen den Bulbus arteriosus angeordneten Taschenklappen, in der Regel zu zweien, bestehen. Man darf annehmen, dass mit der Zusammenziehung des bei Selachiern und Ganoiden langen Conus auf einen ganz kurzen Abschnitt bei den Knochenfischen auch das Verschwinden jener Klappenreihen zusammenhängt. Bei den Dipnoi, die gleichfalls den Conus arteriosus ausgebildet besitzen, bilden zwei Längsfalten Vorsprünge, welche eine Sonderung in zwei Canäle andeuten.

Fig. 281.

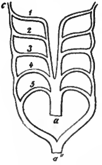


Der am Ostium arteriosum der Kammer beginnende Gefässtamm geht mit dem Schwinden oder der Verkürzung des Conus arteriosus bei den Teleostiern eine Differenzirung ein, indem er zu der bereits erwähnten bulbusartigen Erweiterung sich entwickelt unter Vermehrung der contractilen Elemente seiner Wandung. Er bildet damit eine Compensation für den verkümmerten Conus, mit welchem er nach Ausweis der Taschenklappen nicht zusammengeworfen werden darf.

Fig. 281. Herz von *Squalina vulgaris*. Die vordere Wand der Kammer und des Conus arteriosus ist weggenommen, so dass sowohl der Binnenraum des letzteren, als jener der Kammer und die Muskelbalken der Wand sichtbar sind. *A* Vorhof. *V* Kammer. *B* Conus arteriosus. *o* Ostium atrioventriculare mit den beiden Klappen. *a* Kiemenarterien.

Die Fortsetzung dieses Gefässstammes (Fig. 281. *a*) zieht sich bei allen Fischen unter dem Kiemengerüste hin. Sie entsendet nach beiden Seiten längs der Kiemenbogen verlaufende Gefässe (Fig. 282. 1—5), welche im ersten Zustande jederseits in ein an der Schädelbasis lagerndes Längsgefäss unmittelbar übergehen. Wir bezeichnen die bogenförmigen arteriellen Gefässe als Aortenbogen; den sie sammelnden Stamm als Aortenstamm (a''), und die jederseits stattfindende Vereinigung einzelner Bogen als Aortenwurzeln. Nach vorne entsenden diese stets ein Gefäss zum Kopfe, vorzüglich zum Gehirn, die Carotis (*c*). Mit der Entwickelung der Kiemenblättchen an den Visceralbogen bilden sich von den Aortenbogen her Blutgefässe in jene Blättchen, und mit der weiteren Ausbildung des Gefässnetzes der Kiemenblättchen löst sich jeder Aortenbogen in ein letztere durchziehendes Capillarnetz auf, so dass er nicht mehr unmittelbar zur Aortenwurzel sich fortsetzt. Aus den Kiemencapillaren sammeln sich in die Aorta mündende Gefässe und nunmehr wird das gesammte dem Herzen zugeführte Blut durch den Arterienstamm den Kiemen übergeben. Die Zweige jenes Arterienstammes sind die Kiemenarterien, und die zur Aorta führenden Gefässe stellen Kiemenvenen vor, die arterielles Blut führen, während die Kiemenarterien venöses enthalten.

Fig. 282.



Die Zahl der aus dem Arterienbulbus kommenden Kiemenarterien entspricht der Anzahl der in Thätigkeit befindlichen Kiemen. Bei den Cyclostomen und den Selachiern ist sie am bedeutendsten. Fünf Paare kommen auch noch bei Ganoiden (Fig. 283) vor, während bei den Knochenfischen nur während des Embryonalstadiums eine grössere Anzahl (6—7) Arterienbogen vorhanden ist. Der vorderste oder auch die beiden vordersten gehen keine Beziehungen zu Kiemen ein, oder es ist die dem zweiten Bogen angehörige Kieme nur in vorübergehender Function (Opercularkieme). Durch Verkümmerung der hintersten Kieme, die dem später rudimentären in die Ossa pharyngea inferiora

Fig. 283.

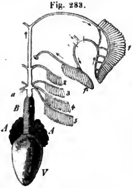


Fig. 282. Schema der ersten Anlage der grossen Gefässtämme, von denen der Apparat der Kiemengefässe sich differenzirt. *a* Arterienbulbus. 1 2 3 4 5 Aortenbogen. (Bei den Fischen besteht meist eine grössere Zahl.) a'' Aorta. *c* Carotis.

Fig. 283. Herz, Kiemenarterie und Opercularkieme von *Lepidosteus osseus*. *V* Kammer. *A A* Vorkammer. *B* Muskulöser Arterienstiel. *a* Stamm der Kiemenarterie. 1 Nebenkieme (Opercularkieme). *p* Pseudobranchie (Spritzlochkieme). 2 3 4 5 Kieme der Kiemenbogen. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstroms an. (Nach Joh. Müller.)

sich umwandelnden Visceralbogen angehört, wird eine Minderung auf vier, ja sogar auf drei Paare gegeben.

Die Vertheilung der Ursprünge dieser Kiemenarterien kommt auf eine mannichfache Weise zu Stande. Sie entspringen entweder paarweise vom einfachen Hauptstamme, der mit Abgabe des letzten Paares endet, oder einige gehen jederseits aus einem gemeinsamen kurzen Stamme hervor, wie dies besonders für die hinteren Kiemenarterien der Selachier (auch mancher Ganoiden [vergl. Fig. 283] und Teleostier) der Fall ist, oder es theilt sich der Hauptstamm der Kiemenarterie gleich an seinem Ursprunge in zwei seitliche Aeste, von denen die einzelnen Kiemenarterien als Zweige hervorgehen (z. B. bei Bdellostoma unter den Myxinoiden).

Die Entwickelung des Herzens geht von der Wand eines besonderen Raumes vor sich, der später zur Pericardialhöhle wird. Indem es einen anfänglich soliden Zellenstrang vorstellt, der von der dorsalen Wand des genannten Raumes in diesen hineinwächst, bildet es bald eine Schlinge, von der der am meisten vorragende Theil zur Kammer wird, indess der vordere Abschnitt den Bulbus arteriosus, der hintere den Vorhof vorstellt. Bei den Fischen behält das Herz seine ursprungliche Lagerung, und findet sich dicht hinter oder (Selachier) auch noch unter den Copulae der Kiemenbogen, vom Brustgürtel bedeckt. Kammer und Vorkammer sowie Arterienbulbus liegen in der Regel frei in der Pericardialhöhle, zuweilen findet aber mit der Wand der letzteren eine Verbindung mittelst sehniger Fäden statt. Die Gestalt der Herzkammer ist bei den Selachiern nicht symmetrisch (vergl. Fig. 281). In den linken Abschnitt mündet der Vorhof aus, vom rechten erhebt sich der Conus arteriosus. Bei den meisten Ganoiden und den Teleostiern ist eine symmetrische Form der Kammer aufgetreten, aber eben damit entfernt sie sich von den Zuständen der höheren Wirbelthiere, deren embryonales Herz mit dem der Selachier manche Aehnlichkeit besitzt. Der Conus arteriosus des Selachierherzens besitzt dieselbe aus quergestreiften Muskelfasern gebildete Wandung wie das übrige Herz. Er bildet einen zum Herzen gehörigen Abschnitt, ebenso bei den Ganoiden. Die hinter den taschenförmigen Klappen sitzenden sind im Baue ganz bedeutend von letzteren verschieden. Sie bilden vorstehende schmale Plättchen, die wohl nach vorne an die Wand angelegt, aber wegen der zu ihrer Oberfläche tretenden Sehnenfäden nicht nach hinten umgeschlagen werden können. Die Zahl der Querreihen, in denen die Klappen stehen, ist ebenso verschieden als die Zahl der eine Querreihe darstellenden einzelnen Klappen. Es kommen vor: zwei Querreihen (Chimaera, Carcharias, Galeus etc.), drei (Acanthias, Mustelus, Torpedo etc.), vier (Heptanchus, Hexanchus etc.), fünf (Scymnus, Squatina etc.). Unter den Ganoiden sind bei Acipenser und Amia drei, bei Polypterus neun Reihen vorhanden. Die vorderste Reihe enthält stets die Taschenklappen, drei an der Zahl. Nur Amia besitzt daselbst zwei, und schliesst sich damit an die Teleostier an, wo wie bei den Cyclostomen gleichfalls an der Grenze des Conus arteriosus zwei Taschenklappen vorkommen. Dagegen sind bei Butirinus in dem Bestehen von zwei, je zwei Klappen enthaltenden Reihen, die Einrichtungen der Ganoiden auch unter den Teleostiern forterhalten, sowie auch bei manchen Andern, wo die Klappen bis auf die beiden vordersten verschwunden sind, ein die Kammer nach vorne verlängernder Conus arteriosus besteht (z. B. bei Esox). Daraus ergibt sich, dass der Bulbus arteriosus der Teleostier nicht mit dem von mir als Conus arteriosus bezeichneten Theile des Selachier- und Ganoiden-Herzens für identisch gehalten werden darf. Ueber die Klappen vergl. vorzuglich J. MÜLLER, Abb. d. Berl. Acad. 1844. S. 125. Siehe auch meine Bemerkungen über Bulbus und Conus arteriosus in der Jenaischen Zeitschr. II. S. 365.

Bei Cyclostomen (Petromyzon) erhält das Pericardium von einem breiten in Zacken auslaufenden Fortsatz des letzten Visceralbogens eine knorpelige Stütze. Mit der allmählichen Differenzirung des Herzens erhält dasselbe ein besonderes Gefässystem. Bei den Fischen kommen solche Ernährungsgefässe des Herzens den Selachiern und Ganoiden (Stör) zu und sollen den Knochenfischen nach HYRTL (S. W. XXXIII. S. 572) fehlen, ebenso den Amphibien, indess bei den Reptilien nur die äusserste Schichte gefässhaltig sein soll. Auf der Kammer verlaufende Gefässe sind jedoch auch bei Teleostiern constant zu beobachten.

§ 241.

Von grösstem umgestaltenden Einfluss ist das Auftreten von Lungen, welche durch Uebernahme der von den Kiemen besorgten Function bedeutende Aenderungen in der Anordnung der grossen Gefässstämme hervorrufen. Nicht minder äussert sich diese Veränderung am Bau des Herzens. Die *Dipnoi* liefern hierfür ein interessantes Beispiel, indem hier eine Trennung der Räume des Herzens beginnt. Bei Lepidosiren setzt sich von der Vorhofwand ein Maschenwerk von Muskelbalken als eine Art von Scheidewand durch den Vorhof fort. Letzterer zerfällt dadurch in einen rechten und linken Abschnitt, die beide jedoch zwischen den Balken viele Verbindungsstellen besitzen, und auch mit gemeinsamer Oeffnung in die Kammer einmünden. Der Venensinus mündet dann in die rechte Vorkammer und in die linke begibt sich eine Lungenvene. Auch an der Kammer beginnt eine durch muskulöse Vorsprünge eingeleitete Differenzirung. Der aus der Kammer beginnende Bulbus arteriosus (Fig. 284. *a*) erscheint durch zwei Längsfalten in zwei Räume getheilt, von denen jeder besondere Arterien entspringen lässt. Diese formiren jederseits drei längs der vorderen Kiemenbogen hinziehende Gefässe, von welchen das vorderste jederseits in das zweite Bogenpaar übergeht, und in fernerer Fortsetzung sich mit dem der anderen Seite verbindend eine Aorta (*ao*) herstellt. Während so diese beiden Gefässe (Fig. 284. 1. 2) keine Beziehungen zu Kiemen eingehen, besorgt der dritte Bogen (3) die Abgabe von Kiemenarterien, verbindet sich durch einen engen Gang (*b*) mit der betreffenden Aortenwurzel und setzt sich dann als Lungenarterie (*p*) fort. Dieser Bogen verhält sich somit als Stamm für die an beiderlei Athmungswerkzeuge tretenden Arterien (Art. branchio-pulmonalis), und die beiden vorderen Bogen können, da sie keine Kiemengefässe entsenden, als Aortenbogen bezeichnet werden.

Fig. 284.

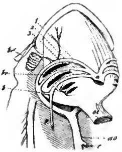
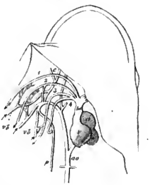


Fig. 284. Aortenbogen von *Lepidosiren paradoxa*. *a* Aortenbulbus. 1 2 3 Drei Arterienbogen, die beiden ersten sich in die Aorta vereinigend. *p* Lungenarterie. *b* Ductus Botalli. *br* Kiemenspalten. *br'* Nebenkieme. *ao* Aorta. *c* Arteria coeliaca *oe* Anfang des Oesophagus. (Nach HYRTL.)

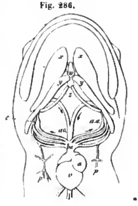
In einem ähnlichen Verhalten treffen wir den Circulationsapparat der *Amphibien*. Die Scheidung der Vorkammer ist hier bei den Meisten vollständig geworden (unvollständig noch bei Proteus); dagegen besteht noch eine einfache Kammer, an der nur Spuren einer Trennung bemerkbar sind. Die beiden membranösen Klappen am Ostium atrioventriculare verhalten sich wie bei den Fischen. Aus der Kammer entspringt ein muskulöser Arterienbulbus (Fig. 285. *ba*), in welchem die bei Lepidosiren angedeutete Scheidung sich vervollständigt hat. Er entsendet anfänglich fünf Arterienbogenpaare, von denen einige sich rückbilden, so dass nur noch drei bis vier solcher Bogen bestehen. Diese verlaufen längs der Visceralbogen, und von jedem Gefässbogen aus entwickelt sich ein Gefässnetz in die sich bildende Kieme. So verhalten sich in ziemlich übereinstimmender Weise die Perennibranchiaten, wie die Larven der übrigen Amphibien.

Fig. 285.



Jede Kiemenarterie communicirt jedoch vor ihrer Verzweigung an der Kieme mit der bezüglichen Kiemenvene durch die ursprüngliche Fortsetzung des jetzt einen Ductus arteriosus vorstellenden Bogens zur primitiven Aortenwurzel. Dadurch ist ein directer Uebertritt eines Theiles des Blutstroms aus der Kiemenarterie in die durch Vereinigung der Kiemenvenen entstehende Aortenwurzel möglich. Mit der Entwickelung der Lungen sendet die letzte Kiemenarterie, ähnlich wie bei Lepidosiren, einen Zweig als Lungenarterie ab, oder die letztere (*p*) ist die unmittelbare Fortsetzung des letzten Arterienbogens (4).

Fig. 286.



Die Rückbildung der Kiemen ruft bei einem Theile der Amphibien eine Aenderung dieses bei den Perennibranchiaten fortbestehenden Apparates hervor. Zunächst entwickeln sich die zwischen Kiemenarterien und Kiemenvenen bereits bestehenden directen Verbin-

Fig. 285. Herz und grosse Gefässe einer Triton-Larve. *a a* Vorhof. *v* Kammer. *ba* Arterienbulbus. 1 2 3 4 Aortenbogen als Kiemenarterien, theils zu den Kiemen tretend, theils unter einander verbunden *vb* Kiemenvenen. *c* Carotis. *p* Lungenarterie. *ao* Aorta. (Nach M. Rusconi.)

Fig. 286. Herz und grosse Gefässe von *Salamandra maculosa*. Der erste Aortenbogen *c* setzt sich direct in die Carotis fort. *w x y z* Zungenbeinapparat. *c* Carotidendrüse. Die übrige Bezeichnung wie in der vorhergehenden Figur. (Nach M. Rusconi.)

dungen (vergl. Fig. 285), und werden aus zweiten und dritten Arterienbogen zu Hauptwegen des Blutes, welches durch sie aus dem Herzen unmittelbar in die Aortenwurzeln geführt wird. Der letzte bereits die Pulmonalarterie entsendende Bogen entwickelt sich zum Stamme dieser Arterie und behält entweder nur unansehnliche Verbindungen (Ductus arteriosus) mit der Aortenwurzel bei oder gibt auch diese auf und erscheint als selbständiges Gefäss. So verbinden sich also ähnlich wie bei Lepidosiren mehrere Aortenbogen zur Aortenwurzel, indess einer der primitiven Gefässbogen zur Lungenarterie wird.

Von dem für Lepidosiren angeführten Verhalten weicht die andere Gattung der Dipnoi, Rhinocryptis, ab. Der aus der Kammer entspringende Arterienstamm theilt sich nach vorne zu in zwei grosse, je drei Arterien entsendende Aeste, zu welchen noch zwei vom ungetheilten Anfangstheile des Arterienstammes kommen. Das Verhalten dieser fünf Arterien ist folgendes: die vorderste Arterie, von der auch ein Ast zum Unterkiefer tritt, verläuft zur Opercularkieme. Die zwei folgenden stärksten Arterien gehen in die Aorta über, sind Aortenbogen, aber der eine (dritte) entsendet auch eine schwache Arterie zu den äusseren Kiemen, zu welchen auch von den beiden nächsten, die drei inneren Kiemen versorgenden Arterien (4 u. 5) zwei Arterienzweige abgegeben werden. Die einfache Lungenarterie geht aus der linken Aortenwurzel hervor. (S. Peters, A. A. Ph. 1845. S. 1).

Der aus der Kammer des Amphibienherzens entspringende Bulbus arteriosus besitzt mehrfache Klappen; bei Siren und Proteus zwei Reihen von je zwei Klappen, bei Menopoma zwei Reihen von je 4 Klappen, während er bei Salamandrinen und den Anuren an seinem Ursprunge aus der Kammer durch Klappen abgegrenzt wird. Bezüglich der Function der Scheidewand des Bulbus auf die Vertheilung des von den Vorkammern in die Kammer eingeführten Blutes nach den verschiedenen Abschnitten des Arteriensystems s. Brücke, D. W. I. S. 354.

Die vom Bulbus arteriosus aus nach beiden Seiten sich vertheilenden Blutgefässe sind bald zu dreien, bald zu vieren vorhanden. Letztere Zahl trifft für die Urodelen, bei denen das vierte Paar entweder direct zu den Lungen geht oder eine Lungenarterie entsendet, wie solches z. B. bei Salamandra der Fall ist. Ein Ductus arteriosus verbindet die Lungenarterie mit den Aortenwurzeln, indem die primitive Fortsetzung des Arterienbogens als engerer Canal bestehen bleibt. Der zweite und dritte Arterienbogen sind hier nur eine kurze Strecke getrennt, sie vereinigen sich jederseits bald zur Bildung einer Aortenwurzel. Bei den Anuren werden diese beiden Arterien nur durch einen einzigen Canal vertreten, der noch dazu dem ersten und dritten enge angeschlossen ist, aber wie die zwei mittleren der Salamander, die Aortenwurzel bildet.

§ 212.

Ein bedeutender Schritt in der Differenzirung der Kreislauforgane geschieht bei den *Reptilien*, bei denen zugleich das Herz seine Lage in grösserer Entfernung vom Kopfe erhält. Es rückt von seiner Bildungsstätte allmählich nach hinten. Der Kammerabschnitt besitzt meist eine längliche Gestalt, breit ist er bei Schildkröten und manchen Sauriern. Zur Scheidung der beiden Vorhöfe kommt noch die Trennung der Kammern in einen rechten

und einen linken Abschnitt, die bei den Crocodilen vollständig von einander geschieden sind. Von beiden Vorhöfen (Figg. 287. 288. *d. s*) nimmt der rechte wie bei den Amphibien die Körpervenen (*vi*, *vd*, *vs*), der linke die Lungenvenen (*vp*) auf. Ersterer (*d*) ist stets von grösserem Umfange. Die stark

Fig. 287.

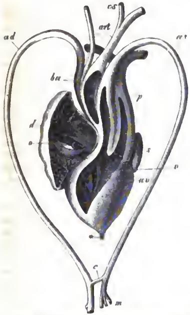
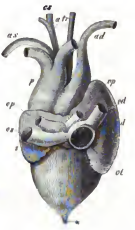


Fig. 288.



muskulöse Kammerwand setzt sich besonders bei Schlangen, Schildkröten und Sauriern in ein den Binnenraum der Kammer verkleinerndes Maschenwerk fort, ähnlich wie bei Fischen und Amphibien. Durch ein solches Maschennetz wird auch grösstentheils die Kammerscheidewand dargestellt,

Fig. 287. Herz von *Alligator lucius* mit den grossen Gefässtämmen, von vorne gesehen. Von der Wand der rechten Vorkammer ist der vordere Abschnitt weggenommen. Man bemerkt an der hintern Wand die Mündung des Venensinus mit zwei häutigen Klappen. Die rechte Kammer ist gleichfalls geöffnet, und ihre Communication mit dem rechten Aortenbogen und der Pulmonalarterie dargestellt. Andererseits ist die Verbindung der Körperarterienstämme durch Entfernung der Vorderwand angegeben.

Fig. 288. Herz desselben von der Rückseite. Bezeichnung beider Figuren: *d* Rechter, *s* linker Vorhof. *o* Ostium venosum des rechten Vorhofs. *av* Ostium atrioventriculare. *v* Klappe daran. *ba* Bulbus arteriosus. *art* und *atr* Vordere Arterienstämme (Arteriae anonymae). *cs* Carotis subvertebralis. *ad* Rechter (arterieller) Aortenbogen. *as* Linker (venöser) Aortenbogen. *p* Arteria pulmonalis. *vi* Vena cava inferior. *vs* Vena cava superior sinistra. *vd* Vena cava superior dextra. *vp* Vena pulmonalis. *c* Verbindung des linken Aortenbogens mit dem rechten. *m* Mesenterialarterie. * Verbindung des Herzens mit dem Pericardium.

nur dass einzelne Muskelbalken sich hier stärker entwickeln. Die eine Hälf der Kammer empfängt venöses, die linke arterielles Blut, und danach könne beide Abschnitte unterschieden werden. Die Unvollständigkeit der Trennun der beiderseitigen Räume wird durch mancherlei Einrichtungen wenigste theilweise compensirt. Hieher gehört das Vorkommen einer Muskelleist welche den die Lungenarterie abgebenden Raum von dem übrigen Kammer raum partiell abschliessen kann. Ferner ist hier der von BRÜCKE am Schild krötenherzen beobachtete Mangel isochronischer Contractionen beider Kam merhälften von Wichtigkeit.

Die Klappen des Ostium atrioventriculare sind an der rechten Herzhälf bedeutender entwickelt. Bei den Crocodilen ist rechterseits nur eine dies Klappen vorhanden (Fig. 287. v), die längs des Septum ventriculorum sic erstreckt. Die andere wird durch einen Vorsprung der lateralen Muskelwan der Kammer vertreten. Der anfänglich einfache Arterienbulbus hat sich au hier in mehrere Canäle differenzirt, die äusserlich zu einem Bulbus verbun den bleiben. Dieser entspricht, vorzüglich bei Eidechsen und Schildkröte dem rechten Kammerabschnitte in seinem äusseren Verhalten, aber d Scheidung der Arterien des Bulbus ist derart, dass beide Kammerabschnit wie die getrennten Kammern der Crocodile mit besonderen Arterien des Bul bus in Verbindung stehen. Am Ursprunge der letzteren sind Taschenklappe angebracht.

Von den fünf primitiven Aortenbogen sind die beiden ersten vergänglicl und die übrigen erleiden nach den einzelnen Abtheilungen verschiedene Um gestaltungen. Bei den *Sauriern* bleibt jederseits der dritte bestehen un verbindet sich rechts mit dem vierten, der wie d beiden dritten, aus dem von der linken Kamm stammenden Gefässe (Fig. 289. *B a*) hervorgeh Der vierte linke Aortenbogen, der gleichfalls mit de dritten seiner Seite verbunden ist, correspondirt da gegen der rechten Herzkammer. Der fünfte Boge wird jederseits zum Theile in die anfänglich nur a ihm entspringenden Pulmonalarterien (*p'*) übergenon men, welche mit der Differenzirung des primitive Aortenbulbus von einem Pulmonalarterienstamn (*B. p*) abgehen. Somit bestehen jederseits zw Aortenbogen, von denen einer, der zweite link venöses Blut führt. Manche Saurier, z. B. Vara nus, besitzen jederseits nur einen Aortenboge Bei den *Ophidiern* ist die Verbindung des erst Aortenbogenpaars der Saurier mit dem zweiten ve schwunden (Fig. 290. *A*) wodurch dieser Abschnitt nebst seiner Fortsetzu zur inneren Carotis (*A. c''*) wird. Auch bei den Schildkröten und Crocodil besteht dieses Verhalten, dagegen ist bei den ersteren der rechte arteriel

Fig. 289.

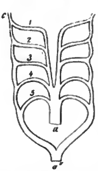
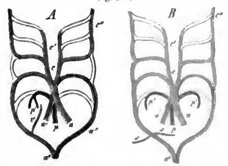


Fig. 289. Schema der Anlage der primitiven Aortenbogen 1 2 3 4 5. a Bulbus art riosus.

wie der linke venöse Aortenbogen mit den aus dem letzten primitiven Bogenpaare hervorgegangenen Pulmonalarterien durch einen Botallischen Gang in Zusammenhang. Dieser ist bei den Crocodilen verschwunden, so dass also hier aus der linken Kammer ein den rechten Aortenbogen (Fig. 287. *ad*) und die Carotiden entsendendes Gefäss entspringt, während aus der rechten Kammer ein linker Aortenbogen (*as*) und die Pulmonalarterie (*p*) hervorgehen. Von der ursprünglichen Verbindung dieser Gefässtämme erhält sich bei den Crocodilen im Arterienbulbus eine Communication zwischen dem arteriellen und venösen Stamme als Foramen Panizzae, welches jedoch für eine Mischung beider Blutarten von geringem Belange ist.

Fig. 290.



Im engen Zusammenhange mit den Einrichtungen des Gefässapparates der Reptilien, namentlich der Crocodile, befindet sich jener der *Vögel*. Sowohl am Herzen als an den grossen Gefässtämmen ist jedoch die Scheidung vollständig und es besteht nirgends mehr eine Mischung arteriellen und venösen Blutes. Die Muskulatur der Kammerwand ist bedeutend verstärkt, besonders am linken Abschnitte, um welchen sich die rechte Kammer im Halbkreise anlegt. Die Atrioventricularklappe der rechten Kammer wird durch eine bereits bei den Crocodilen getroffene Einrichtung vorgestellt, indem die das Ostium von aussen her umziehende Wand sich abwärts in eine in die Kammer vorspringende breite Leiste fortsetzt, die man als »Muskelklappe« bezeichnet. Von der bei Crocodilen bestehenden membranösen Klappe sind nur zuweilen Andeutungen vorhanden. In der Regel ist sie verschwunden. Die primitiven Arterienbogen erleiden ähnliche Reductionen, wie bei den Reptilien. Der vierte rechte gestaltet sich zum Aortenbogen, während ein Theil des dritten jederseits zu der mit der Aorta (Fig. 291. *a*) gemeinsam entspringenden inneren Carotis (*c''*) wird und der linke vierte

Fig. 291.

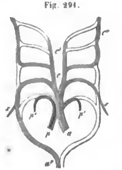


Fig. 290. Schema der Umbildung der Anlage der primitiven Aortenbogen in die Arterienstämme. *A* Schlange. *B* Eidechse. *a* Linker Aortenstamm. *a'* Rechter Aortenstamm. *c* Carotis communis. *c'* Carotis externa. *c''* Carotis interna. *p* Pulmonalarterienstamm. *p'* Aeste. *v* Arteria vertebralis. *s* Arteria subclavia. (Nach Rathke.)

Fig. 291. Schema der Umbildung der primitiven Aortenbogen in die grossen Arterienstämme bei den *Vögeln*. Bezeichnung wie in Fig. 290. (Nach Rathke.)

zum Stamme der Subclavia sinistra sich umbildet. Dieser bei den Rep
aus der rechten Kammer entspringende und somit venöses Blut füh
linke Aortenbogen ist also bei den Vögeln vollständig ins arterielle (
übergegangen. Reste der Fortsetzung dieses Bogens zu seiner Verein
mit dem rechten finden sich bei manchen Vögeln (besonders bei Raubvö
in Form eines ligamentösen Stranges vor, der den ursprünglichen Verlau
ganzen Gefässes andeutet. Der fünfte primitive Bogen endlich wird t
weise zu den beiden Aesten der Pulmonalarterie (*p*) verwendet, die wi
den Reptilien aus der rechten Kammer entspringt.

Verbindungen des Herzbeutels mit der Spitze des Herzens kommen bei Croc
und Schildkröten, auch bei manchen Sauriern vor. Die bei Varanus angegebene Tre
des ersten Aortenbogenpaars vom zweiten mit Schwinden des Ductus arteriosus,
sich noch bei Psammosaurus, Chamaeleo, mehreren Scincoiden und bei Amphisl
Zu dieser Trennung führen manche Uebergangsformen, indem bei mehreren die V
dung nur als engerer Canal fortbesteht (Acontias, Ophisaurus, Lyriocephalus), u
anderen (Chamaeleo planiceps) durch einen nur zum Theile noch wegsamen Strang
gestellt wird. Einzelne Stadien der Reduction finden somit hier ein bleibende
kommen. (Vergl. die wichtigste Schrift für die Vergleichung der grossen Gefässtämm
höheren Wirbelthiere: Rathke, Aortenwurzeln der Saurier. D. W. 1857). — Uebe
Herz der Reptilien sowohl bezüglich des Baues als des Mechanismus desselbe
dessen Beziehungen zur Blutvertheilung in die Arterienstämme s. Brücke (l. c.). B
lich des Baues des Herzens der Schildkröten s. Bojanus (l. c.), für jenes der Cro
Martin St. Ange, Circulat. du sang considerée chez le foetus de l'homme, et compar
ment dans les quatre Classes de Vertébrés. Bischoff, A. A. Ph. 1836. Bezüglich des Kla
apparats der rechten Kammer s. meine Bemerkungen in der Jenaischen Zeitschr. II. S
Ebendaselbst auch bezüglich der Bedeutung der Muskelklappe des Vogelherz
Beschreibungen der letzteren s. bei King, Guy's Hospital Reports 1837. II. S. 163. Dur
Entstehung der Atrioventricularklappen beider Kammern der *Säugethiere* u
linken Kammer der *Vögel* aus dem Muskelbalkennetze des embryonalen Herzens
sich für die Räume der Kammern das eigenthümliche Verhältniss, dass nur der be
stolischer Stellung der Klappzipfel von diesen und ihrer äusseren Sehnenfädenreih
schlossene Raum dem grösseren Binnenraume des Fisch- und Amphibienherzens
spricht. Der nach aussen davon befindliche, von der Herzwand begrenzte Raum
bei jenen durch die zahlreichen kleinen Hohlräume repräsentirt, die, mit dem Kan
raum communicirend, in der Muskelwand des Herzens liegen. Da die Atrioventric
klappen somit Differenzirungen der gesammten Innenfläche der primitiven Kammer
sind, dürfen sie nicht mit den freirandigen membranösen Klappen der venösen Kan
ostien niederer Wirbelthiere zusammengestellt werden.

§ 243.

Obgleich das Herz der *Säugethiere* seine einzelnen Abschnitte, jenen
Vögel ähnlich, vollkommen getrennt besitzt, so geht doch aus seinen inr
Verhältnissen, wie aus der Anordnung der grossen Gefässtämme hervor,
es mit jenem keine directen Beziehungen hat. Nur die erste Anlage so
des Herzens als des gesammten aus fünf Bogenpaaren bestehenden Syst
ist gemeinsam, und letzteres bildet auch hier den Ausgangspunct manr
facher Differenzirungen. Während des Embryonalzustandes existirt
Verbindung zwischen beiden Vorhöfen, die bei den Beutelthieren durch

schlitzförmige Oeffnung, bei den monodelphen Säugethieren durch eine grössere Durchbrechung (Foramen ovale) zu Stande kommt. Diese Verbindungen gestatten dem aus der Umbilicalvene durch die Vena cava inferior in die rechte Vorkammer gelangenden Blute den Eintritt in die linke Kammer und von da die Verbreitung in den Körperkreislauf durch die Aorta. Bei den Monodelphen wird die Oeffnung durch das Verwachsen einer gegen den linken Vorhof gerichteten Scheidewand (Valvula foraminis ovalis) allmählich geschlossen, so dass nach der Geburt eine vollständige Trennung der Vorkammern entsteht. Die Umgrenzungsstelle des ursprünglichen Foramen ovale bleibt als ein ringförmiger Wulst auch später unterscheidbar. Der vorderste Abschnitt des Raumes beider Vorkammern bildet bei den Säugethieren eine ansehnliche Verlängerung, die »Herzohren«, an beiden Vorkammern verschieden gestaltet. Sie entsprechen dem grössten Theile der Vorhöfe der unteren Classen, indem der hintere Vorhofsraum wenigstens rechterseits aus einem bei jenen vom Vorhofe getrennten Venensinus gebildet wird (vergl. unter Venensystem). Die Herzohren sind daher Rückbildungen des vorderen Vorhofsabschnittes.

Wichtige Veränderungen bieten die Atrioventricularklappen, an deren Stelle niemals jene häutigen Duplicaturen, die bei Fischen, Amphibien und auch noch bei Reptilien fungirten, vorkommen. In sehr frühen Zuständen zeigen die Ventrikel bei verhältnissmässig kleinem Binnenraume ihre Wand aus demselben spongiösen Muskelgewebe gebildet, wie wir es von den Fischen bis zu den Reptilien hin bleibend antreffen. Allmählich verdicken sich die Balken und ein Theil davon geht in die compactere Herzwand über. Der mehr nach innen zu verlaufende Theil dieses Balkennetzes, welcher am Umfange des venösen Ostiums inserirt, lässt in der Umgrenzung dieses Ostiums das Muskelgewebe schwinden, so dass die Muskelbalken dort in eine am Ostium entspringende Duplicatur des Endocardium auslaufen. Dieser bei den meisten Säugethieren vorübergehende Zustand bleibt bei Monotremen (Ornithorhynchus) in der rechten Kammer bestehen. Von der Ventrikelwand entspringende Muskelbalken laufen in eine membranöse Klappe aus: Bei den Uebrigen leitet dieser Zustand zu anderen Differenzirungen. Die Muskelbalken ziehen sich noch weiter gegen die Kammerwand zurück und bilden dort die sogenannten Papillarmuskeln, die mit Sehnenfäden an die nunmehr rein membranöse Klappe herantreten. Von dem übrigen Balkennetze bleiben nur die den Wandungen der Kammer angelagerten Trabeculae carneae zurück.

Von den während des Embryonalzustandes bei den Säugethieren gleichfalls bestehenden mehrfachen Aortenbogen, die aus einem Bulbus arteriosus hervorgehen, erfolgt ein Uebergang in die definitiven Zustände auf eine andere Weise als bei den übrigen Wirbelthieren (vergl. Fig. 292). Die beiden ersten Bogen schwinden vollständig, der dritte stellt wie sonst einen Theil der Carotis her. Der vierte zeigt auf beiden Seiten ein verschiedenes Verhalten, indem er rechts nur bis zum Abgange der primitiven Subclavia (*s*) bestehen bleibt, während der linke die Fortsetzung des aus dem differenzirten Bulbus entstandenen arteriellen Gefässtammes bildet. Ein linker

Aortenbogen (a') ist also bei den Säugethieren der
riellen Gefässystems. Bei Reptilien und Vögeln wa
fünften Bogen schwindet
Der linke bildet die Fo
rechten Kammer entsprin
(p) und setzt sich beim
den (linken) Aortenboge
entwickeln sich die bei
äste (p') und der Stamm
Pulmonalarterie, die wä
das aus der oberen Hohlv
mer gelangende Venenb
setzung zum Ende des Ac
steigende Aorta ergiesst
schwindet die Commun
Pulmonalarterie und Aort
betreffende Abschnitt (b)
sich in einen Strang (Ligamentum Botalli) um.

Fig. 292.



Die Umwandlung eines Theiles der muskulösen Kammerw
der venösen Ostien ist mit der Scheidung der Binnenräume
Einrichtung des Säugethierherzens. Da die Klappe der roch
rhynchus einen bei anderen Säugethieren vorkommenden
repräsentirt, ist ihr keine Vogelähnlichkeit zuzuschreiben.
Echidna. In der Gestalt und Lagerung ergibt sich für da
Eigenthümlichkeit. In der Regel liegt es mit seiner Längsaxe
der Spitze nach links gerichtet nur bei Affen, am meisten bei
panse wie beim Menschen. Bei diesen verbindet sich zuglei
Herzbeutels mit dem Zwerchfelle. Diese Eigenthümlichkeit
Cetaceen dar, welches zugleich durch seine platte Gestalt sich
in eine äusserliche Andeutung einer Theilung der Kammer übe
Herzspitze ein tiefer Einschnitt besteht. Am Septum des Herz
und Kammer besitzen Schweine und viele Wiederkäuer ein k
später verknöchert. Auch den Pferden kommt in der Vorkam
licher Knorpel zu.

Arteriensystem.

§ 244.

Die Körperarterien der Wirbelthiere nehmen
Zustande ihren Ursprung aus dem einfachen Bulbus
Bei den durch Kiemen athmenden wird das aus dem
arterielle Bogensystem (die primitiven Aortenbogen),
merkt, in die Gefässe des Kiemenkreislaufs aufgelöst,
führenden Gefässen der Kiemen, den Kiemenvenen,

Fig. 292. Schema der Umbildung der primitiven Aortenboge
stämme bei *Säugethieren*. a Aortenstamm. a' Aorta des
munis. c' Carotis externa. c'' Carotis interna. s Subclav
p Pulmonalarterienstamm. p' Aeste desselben. b Ductus
RATHKE.)

Körperarterien hervor. Der anfänglich direct durch die Aortenbogen zur Aorta entsendete Blutstrom wird mit der Entwickelung der Kiemen in neue Bahnen übergeführt, und gelangt somit auf Umwegen, die ihn dem Athmungsprocess unterzogen, zu seiner Vertheilung im Körper.

Bei den *Myxinoiden* vereinigen sich fast alle Kiemenvenen zur Bildung einer subvertebralen Aorta, die sich nach hinten als Hauptarterie des Körpers fortsetzt, aber auch nach vorne zu als »Arteria vertebralis impar« verlängert ist. Auf ähnliche Weise sammeln sich zwei seitliche Längsstämme aus den Kiemenvenen, welche vorne mit je einem Ast in die Arteria vertebralis impar eingehen, mit einem anderen Aste dagegen eine als Carotis anzusehende Arteria bilden. Die beiden Carotiden theilen sich in einen äusseren und inneren Zweig, von welchen der Kopf versorgt wird. Bei *Petromyzon* fehlt die vordere Verlängerung der Aorta, so dass die auf ähnliche Weise wie bei den Myxinoiden entstehenden Carotiden die einzigen vorderen Arterien sind. Bei den *Selachiern* und Chimären entsteht die Aorta aus einem jederseits durch die Vereinigung der Kiemenarterien hervorgehenden Stamme. Aehnlich ist das Verhalten bei den *Ganoiden* und *Teleostiern* (Fig. 293). Die Carotiden (*ca*) nehmen ihren Ursprung aus der ersten Kiemenvene oder aus dem Vorderende des paarigen Arterienstammes, der jederseits als Aortenwurzel die Kiemenvenen sammelt und sich dann mit jenem der andern Seite zur Aorta vereint oder auch vorne eine solche Queranastomose eingeht, die einen arteriellen Circulus cephalicus (*cc*) an der Schädelbasis abschliesst. Eine besondere Augenarterie (x') entsteht aus den Gefässen der Nebenkieme (*pb*), in welche entweder ein directer Ast der ersten Kiemenvene (Selachier) oder ein den Zungenbeinträger umziehender Zweig (*ho*) aus demselben Gefässe eintritt (Teleostier). In dem Ursprunge und der Anordnung der einzelnen Gefässe kommen viele Modificationen vor, wovon die bedeutendsten auf das Verhalten der Carotiden und der Augenarterie treffen.

Fig. 293.

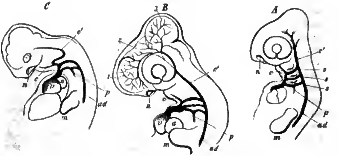


Fig. 293. Kiemenvenen und Gefasse der Pseudobranchie von *Gadus callarias*. Unterkiefer, Kiemenapparat und Zungenbein sind in der Mittellinie gespalten und nach den Seiten ausgespannt (die rechte Seite ist nicht vollständig dargestellt). *a* Praemaxillare. *b* Unterkiefer. *c* Vomer. *d* Gaumenbein und Flugelbein. *e* Zungenbein. *f* Kiemenbogen. *g* Membrana branchiostega. *h* Basis cranii. *i* Vorderes Ende der Schwimmblase. *pb* Pseudobranchie. *v.br* Kiemenvene. *cc* Circulus cephalicus der Kiemenvenen. *ca* Carotis posterior. *ho* Arteria hyoideo-opercularis aus der Verlangerung der ersten Kiemenvene; gibt einen Ast an die Nebenkieme und geht dann in den Circulus cephalicus ein. *x* Nebenkiemenvene, mit der der anderen Seite verbunden, jederseits zur Chorioidealdrüse des Auges tretend. x' Art. ophthalm. magna. (Nach Joh. Müller.)

Dieser Abschnitt des Gefässystems verhält sich in ähnlicher Weise noch bei den *Amphibien*. Die Kopfarterien entspringen bei den Perennibranchiaten aus dem vorderen Theile der Aortenwurzeln oder bei den nicht mehr durch Kiemen athmenden aus den beiden ersten Arterienbogen (Salamandrinen), oder sie sind die Fortsetzungen des ersten Arterienbogens selbst (Anuren).

Die höheren Wirbelthiere lassen die Kopfarterien aus dem Abschnitte der primitiven Aortenwurzeln hervorgehen, welche vor dem vierten Arterienbogenpaare gelagert waren. In den ersten Zuständen bieten sich sowohl bei Reptilien und bei Vögeln als bei den Säugethieren übereinstimmende Verhältnisse dar. Die das Gehirn und das Auge versorgende innere Carotis (Fig. 294. *A. Bc'*) erscheint als Fortsetzung der jederseitigen Aortenwurzel nach vorne zu. Die äussere Carotis (*c*) ist ein Zweig des dritten primitiven Aortenbogens. Schwindet die Verbindung desselben Bogens mit dem vierten, so gehen beide Carotiden jederseits aus einem gemeinsamen Stamme

Fig. 294.



hervor (vergl. Fig. 294. *C*). Sie erscheinen im Allgemeinen als zwei an den Seiten des Halses meist mit dem Nervus vagus verlaufende Arterien, die meist einen gemeinsamen Stamm (C. communis) besitzen, an dem sie wie Endäste sich darstellen. Bei den Sauriern hängen die Carotiden noch mit den darauf

Fig. 294. Entwickelung der grossen Gefässtämme aus der primitiven Anlage, dargestellt an drei Embryonen. *A Reptil* (Eidechse). *B Vogel*. *C Säugethier* (Schwein). Bei Allen sind die beiden ersten Aortenbogenpaare verschwunden. In *A* und *B* bestehen der dritte, vierte und fünfte Bogen vollständig. Bei *C* nur die beiden letzten, und die Verbindung des dritten mit dem vierten Bogen, resp. mit der Aortenwurzel ist gelöst. Vom letzten (fünften primitiven) Bogen geht ein Ast (*p*) als Pulmonalarterie ab, angedeutet in *A*, weiter entwickelt in *B* und *C*. Der von der Abgabe dieses Astes bis zur Aorta verlaufende Abschnitt des letzten Bogens stellt den Ductus Botalli vor. *c* Carotis externa. *c'* Carotis interna, bei *A* und *B* noch vordere Fortsetzung der Aortenwurzel, bei *C* mit der Carotis externa einen gemeinsamen Stamm bildend, der von dem vierten linken Aortenbogen (dem definitiven) entspringt. *a* Vorhof. *v* Kammer. *ad* Aorta descendens. *s* Visceralspalten. *n* Nasengrube. 1 2 3 Vorder-, Mittel- und Zwischenhirn. *m* Anlage der Vordergliedmassen. In *A* und *B* ist am Auge noch die Chorioidealspalte vorhanden. (Nach Rathke.)

folgenden Arterienbogen zusammen, und bewahren dadurch ihr ursprüngliches Verhalten (vergl. Fig. 294. *A*).

Die rechte gemeinschaftliche Carotis erleidet bei vielen Schlangen eine Rückbildung und kann sogar vollständig aufgelöst werden. Auch bei den *Vögeln* tritt dieselbe Arterie aus ihrer ursprünglichen Bahn und lagert sich median an die Unterfläche der Halswirbel, indess die linke ihren Verlauf beibehält. Indem bei Anderen beide Carotiden diese Abweichung zeigen, wird ein Uebergang zu einer dritten Form gebildet, die durch eine Verschmelzung der beiden aneinander gelagerten Gefässe sich ausspricht. Dabei schwindet der isolirt verlaufende Theil der rechten Carotis und es entsteht ein linkerseits entspringender median verlaufender Gefässtamm, der sich als sogenannte Carotis primaria zum Kopfe begibt (vergl. Fig. 295. *ac*). Dieses Verhalten trifft sich für manche Vögel wie für Crocodile gemeinsam. Verschieden von diesem Zustande ist ein bei *Schlangen* und manchen *Sauriern* bestehender unpaarer Carotidenstamm aufzufassen, der gleichfalls vorne in zwei Kopfarterien übergeht. Diese Bildung entsteht nach Rathke durch die Annäherung der Ursprungsstellen beider Carotiden aus dem rechten Aortenbogen und entwickelt sich weiter durch das Auswachsen der beide Stämme entspringen lassenden Partie der Aorta. Somit repräsentirt diese Form die Neubildung eines Gefässtammes. Eine andere Eigenthümlichkeit besteht im Vorkommen einer unpaaren Subvertebralarterie, die vom rechten Aortenbogen aus längs der Wirbelsäule nach vorne verläuft.

Unter den *Säugethieren* ergeben sich durch ähnliche Wandelungen der Gefässtämme während der Entwickelung gleichfalls vielerlei Modificationen, die noch durch Verbindungen mit den Subclavien sich mehren. Ebenso mannichfaltig ist das Verhalten der beiden Endäste der Carotiden, von denen die als innere bezeichnete, wie auch bei manchen Sauriern und Vögeln keineswegs ausschliesslich für die Schädelhöhle und die Sinnesorgane bestimmt ist. Die Ausdehnung des Gebietes der einen Arterie beschränkt zugleich das Gebiet der anderen, wobei noch fernere Modificationen durch direct aus der gemeinschaftlichen Carotis entspringende Arterien erzeugt werden.

Für die Arterien der Vordergliedmaassen bestehen mehrfache von einander sehr verschiedene Ursprungsstellen. Bei den *Fischen* gehen die Arteriae subclaviae entweder aus der Aorta und zwar meist gleich nach der Vereinigung der beiden Hauptwurzeln (Selachier) oder auch aus einem Theile der Kiemenvenen hervor. Ersteres Verhalten findet sich auch bei einem Theile der *Amphibien* wieder (Perennibranchiaten, Salamandrinen), während ein anderer Theil jede Subclavia aus dem Aortenbogen ihrer Seite hervorgehen lässt. Bei den *Sauriern* entspringen dieselben Gefässe aus dem rechten Aortenbogen, indess sie bei den *Crocodilen*, *Vögeln* und *Säugethieren* aus primitiven Aortenwurzeln der betreffenden Seite sich bilden. Während in dem ersten Falle die Subclavien gewissermaassen Neubildungen vorstellen, insofern sie nicht in der primitiven Anlage mit inbegriffen waren, wird im zweiten Falle ein Theil des primitiven Bogensystems zur Bildung der Subclavien verwendet, wie auch schon die Stämme der Carotiden nach dem Schwinden der vordersten primitiven Aortenbogen zum Theile

aus diesen hervorgingen. Dann findet sich der Ursprung der Subclavien auf dem persistirenden Arcus aortae. Bei den *Schildkröten* entspringt vom Anfange des rechten Aortenbogens ein Gefässstamm, der in zwei dem Verlauf des dritten primitiven Bogens folgende Gefässe sich spaltet, von denen die Subclavien und Carotiden abgehen. Aehnlich auch bei den Crocodilen, wo wie bei den Vögeln gleichfalls der rechte Aortenbogen diese Gefässe entsendet. Bei den *Vögeln* entspringen sie von zwei aus dem Anfange der Aorta hervorgehenden, ihr fast gleich starken Stämmen (Trunci brachiocephalici). Bei den *Säugethieren* dagegen, wo ein linker Aortenbogen besteht, ist dieser die Ursprungsstätte, und zwar in mannichfachen Combinationen mit den Ursprüngen der beiden gemeinschaftlichen Carotidenstämme.

Das Verhalten der von den Kiemenvenen zum Kopfe tretenden Arterien ist bei den *Fischen* ein verschiedenes und bedarf theilweise noch vergleichender Prüfung und Aufklärung. Dies betrifft besonders die Blutgefässe der Pseudobranchie, namentlich das zum Auge tretende Gefäss, welches wir oben als Arteria ophthalmica magna aufführten. Dasselbe wird von HYRTL, entgegen der von J. MÜLLER gegebenen Deutung, als eine Vene angesehen. Bei *Rochen* tritt nach HYRTL eine andere Arterie zum Auge (vergl. desselben Abhandl. über das arterielle Gefässsystem der Rochen). Auch die Carotiden bieten differente Verhältnisse dar. Die inneren Carotiden entspringen jederseits bald separat aus dem Circulus arteriosus, bald gemeinsam von einem Stamm, letzteres z. B. beim Stör. (S. R. DEMME, das arterielle Gefässsystem von Acipenser Ruthenus, Wien 1860). Die innere Carotis begibt sich an der Stelle, wo ursprünglich bei der Schädelanlage die sogenannten Schädelbalken auseinanderweichen und die Hypophysis eintreten lassen, ins Innere der Schädelhöhle, und verbindet sich häufig mit der anderseitigen, ehe sie sich am Gehirn vertheilt. Die äussere Carotis versorgt die äusseren Theile des Kopfes.

Bei den *Amphibien* theilt sich die aus dem vordersten Arterienpaare des Bulbus arteriosus gebildete Carotis in zwei Zweige: der eine verläuft vorzüglich zur Zunge und deren unter ihr gelegener Muskulatur, der andere stellt die Carotis interna vor, und gibt eine Hirnarterie und eine zweite zur Occipitalregion ab.

Eigenthümlich ist das Verhalten der Pulmonalarterie, welche ausser einem Lungenast noch einen Hautast absendet, der bei Salamandrinen in der Gegend der sogenannten Parotidendrüsen, bei den Anuren in weiterer Verbreitung in der Haut des Rückens sich verzweigt. Dieses Verhalten wird wohl mit der respiratorischen Function der Haut der Frösche in Zusammenhang gebracht werden müssen. — Im Verlaufe des ersten, die Carotis bildenden Arterienbogens der Amphibien findet sich eine Anschwellung, welche als Carotidendrüse bezeichnet wird, und nach LEYDIG einen cavernösen Bau besitzt. Nach HUSCHKE entsteht dieses Organ aus einer Reduction des Blutgefässnetzes des ersten Kiemenbogens (Z. Ph. IV. S. 113). Bei Rana liegt die Anschwellung vor dem Ursprunge der Zungenarterie, bei Salamandra weiter nach aussen (vergl. Fig. 286. *c*). Bezüglich des Gefässystems der Amphibien siehe die Schriften von RUSCONI (c.), HYRTL (med. Jahrb. d. Oest. St. XV). BUROW, de Vasis sanguiferis Ranarum. Regiomonti 1834.

Ueber die Umwandlungen des arteriellen Gefässsystems der *Reptilien* siehe RATHKE, Aortenwurzeln der Saurier (op. cit.) und über die Carotiden der Schlangen (D. W. XI). Ferner für das gesammte Arteriensystem CORTI, de systemate vasorum Psammosauri grisei. Vindobonae 1847. CALORI (Uromastix) (op. cit.). JACQUART (Python), Ann. sc. nat. IV. IV. S. 345. SCHLEMM, Z. Phys. II. S. 101.

Was die *Vögel* betrifft, so bieten sich hier von dem Vorkommen zweier getrennter

Carotiden bis zur Bildung einer Carotis subvertebralis (C. primaria) alle Uebergangsstadien. Die Veränderung zeigt sich zuerst durch einen medianen Verlauf der rechten Carotis communis (bei Papageien); bei Anderen nehmen beide diesen Weg, und endlich ist bei noch Andern eine Verschmelzung zu einem einfachen Stamm eingetreten, worauf der hinter den Verschmelzungsstellen liegende Theil der rechten Carotis sich völlig rückbildet und schwindet. Ueber die Arterien der Vögel s. BAUER, Disquis. circa nonull. av. syst. art. Berol. 1825. BARKOW, A. A. Phys. 1829. 30. NITZSCH, Observ. de avium art. carot. communi, Halae 1829. HAHN, Comment de art. anatis. Hannov. 1836.

Bezüglich der *Säugethiere* ist das Vorwiegen der Carotis interna hervorzuheben, die nicht blos das Gehirn und das Auge, sondern einen grossen Theil des Kopfes mit Zweigen versorgt. Die Carotis externa erscheint demnach mehr als blosser Ast eines Carotidenstammes. Der Verbreitungsbezirk ist vorzüglich die Zunge, sowie die Region des Unterkiefers. Das ganze Verhältniss lässt sich in der Weise auffassen, dass die Carotis communis einen grossen Theil von Aesten entsendet, welche beim Menschen und auch bei den Affen von dem als Carotis externa bezeichneten Stamme hervorgehen.

Die Ursprungsverhältnisse der Carotiden und Subclavien vom Aortenbogen zeigen viele Verschiedenheiten, die sich in folgende Gruppen bringen lassen:

1) Zwei Trunci brachiocephalici (Art. anonymae): bei Chiropteren, Talpa.
2) Ein Truncus brachiocephalicus dexter und eine Subclavia sinistra.
   a. Die beiden Carotiden entstehen separat aus dem Tr. brachiocephalicus bei manchen Carnivoren (Mustela, Meles, Felis tigris), Nagern (Sciurus, Arctomys, Cavia, Lepus), dann bei Sus, Moschus, bei Manis, auch bei manchen Prosimiae (Stenops, Otolicnus) und Simiae (Inuus).
   b. Die beiden Carotiden entspringen aus einem gemeinsamen Stamm vom Truncus brachiocephalicus bei Halmaturus, Chiromys, Sorex, manchen Carnivoren (Felis leo, Felis catus, Ursus, Lutra), Auchenia, Camelopardalis.
3) Ein Truncus brachiocephalicus dexter, Carotis sinistra, Subclavia sinistra. Bei Monotremen, manchen Beutelthieren (Phascolomys) und Edentaten (Bradypus, Dasypus), bei Erinaceus, vielen Nagern (Mus, Castor), bei Prosimiae (Tarsius), bei Phoca, Affen (Troglodytes) und beim Menschen.
4) Subclavia dextra, Truncus caroticus communis, Subclavia sinistra, bei Elephas.
5) Truncus brachiocephalicus communis. Vereinzelt bei Nagern (Hystrix) und Carnivoren (Viverra). Verbreitet bei den meisten Ungulaten.

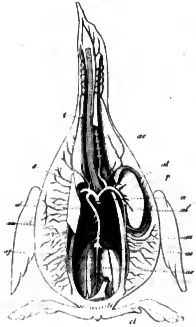
Ueber die Arterien der Säugethiere s. ausser den bereits in der allgemeinen Literatur angegebenen Schriften HYRTL für Edentaten. Ferner viele Detailbeschreibungen von BARKOW in dem als »Comparative Morphologie« erscheinenden Werke. Ferner THEILE (Inuus), A. A. Ph. 1852. S. 419.

§ 245.

Der Stamm der Aorta setzt sich in gleichmässigem Verhalten längs der Wirbelsäule fort und wird an dem für den Schwanztheil bestimmten Abschnitte als Arteria caudalis bezeichnet. Bei verkümmertem Schwanze bildet diese die Arteria sacralis media. Der Endabschnitt liegt bei allen Wirbelthieren bei dem Vorhandensein sogenannter unterer Bogen in dem von diesen gebildeten Canal (Caudalcanal). Allein auch am Rumpftheile des Körpers kann sie bei manchen Fischen in einen von Fortsätzen der Wirbelkörper gebildeten Canal eingeschlossen werden, wie ein solcher z. B. beim Stör, aber auch bei manchen Teleostiern besteht.

Die Aorta entsendet in regelmässiger Folge er
Wirbelsegmente des Körpers bestimmte Arterien (A
ausserdem die zu den Eingeweiden tretenden und en
von Hinterextremitäten solche, die an diesen sich
Arterien der Eingeweide besteht bei den *Fischen* gewö
stamm (Arteria coeliaco-mesenterica), zu dem bei Man
Mesenterialarterie tritt. Für die Nieren, ebenso wie
organe geht eine grössere Anzahl von Arterien an ver
der Aorta ab. Bei den *Amphibien* entspringt die Arteri
aus dem E
bogens.
Reptilien (S
das mit der
nur durch
bundene E
Vertheilung
bestimmt,
facheEinge
Saurier).
Verhalten
denen die
Anzahl vo
entsendet.
codilen sin
des linken
Fig. 287. m
dem rechte
Ductus com
Theil des
verbreitet,
Aorta ent
Mesenterial
Schwinden
bogens bei
Fortsetzung
tenbogen
eine Arteria
terica superior ab, wozu noch eine aus dem Endstüc
media) stammende Mesenterica inferior kommt.

Fig. 295.



Die Coeliaca und Mesenterica superior bilden be
Hauptarterien des Darmcanals. Eine Mesenterica inferi

Fig. 295. Arterielles Gefässystem von *Podiceps cristatus*. *a*
descendens. *s* Art. subclavia. *ac* Art. carotis primaria. u
anteriores hindurchtretend. *aa* Art. cutanea abdominis.
sinistrae. *ai* Art. ischiadica. *af* Art. hypogastricae. *as* A
linke M. pectoralis major. *t* Trachea. *cl* Cloake. (Nach

monodelphen Säugethieren als bedeutenderer Gefässstamm zum Vorschein. In ihrer Vertheilung bieten die sämmtlichen Aeste ähnliche Verhältnisse wie beim Menschen dar.

Die bei den Fischen mehrfachen Renalarterien zeigen auch noch bei den Amphibien sowie bei Reptilien dieses Verhalten. An Zahl beschränkt erscheinen sie bereits bei den Crocodilen, wo zwei oder drei Paare vorkommen. Bei den Vögeln bestehen gleichfalls noch mehrere Nierenarterien, von denen eine, die mittlere, nicht aus der Aorta, sondern aus der Arteria ischiadica entspringt. Ausnahmsweise kommt die Mehrfachheit dieser Arterien auch noch bei Säugethieren vor, die in der Regel nur eine Nierenarterie jederseits von der Aorta abgehen lassen.

Die Arterien der hinteren Gliedmaassen erscheinen erst nach der grösseren Ausbildung dieser Theile als directe Aeste der hinteren Aorta. Die beiden für diese Theile bestimmten Hauptstämme (Arteriae iliacae) sind nicht immer dieselben und wie aus den Lagerungsbeziehungen zum Becken hervorgeht, können verschiedene Aeste das Gebiet jener Arterien versorgen, und solche die in dem einen Falle den Hauptstamm vorstellen, sind im anderen Falle von untergeordneter Bedeutung. Bei den Reptilien und Vögeln sind die Arteriae ischiadicae die Hauptstämme der Hinterextremitäten, die bei den Säugethieren von der Arteria cruralis versorgt werden. Im specielleren Verhalten bestehen bei den Säugethieren zahlreiche Modificationen.

Bei der Vergleichung von Blutgefässtämmen hat man zu beachten, dass vielerlei Verhältnisse aus Zuständen eines Collateralkreislaufes sich herausgebildet haben. Eine geänderte Arterienbahn ist in der Mehrzahl der Fälle nicht durch allmähliche Lageveränderung der homologen Arterie entstanden, sondern vielmehr dadurch, dass bereits vorher bestehende Arterien kleineren Calibers unter Zunahme des letzteren zur Hauptbahn für ein bestimmtes Gebiet sich ausbildeten, und der andern Arterie nach und nach die functionelle Bedeutung abgewannen. Wir haben es daher hier nur mit Analogien zu thun.

Betrachten wir diese Verhältnisse an der Vertebralarterie, die bei den meisten Säugethieren im Vertebralcanal verläuft, in den Rückgratcanal und an die Muskeln des Nackens Zweige absendend, in der Regel aus der Subclavia entspringend und zwischen Atlas und Hinterhaupt zur Schädelhöhle dringend, wo sie die Basilararterie bildend, das Gehirn versorgt. Den Delphinen fehlt sie, d. h. ihr hier durch die Reduction des Halses verkümmertes Gebiet wird vorwiegend von anderen Arterien (A. cervico-occipitalis) versorgt, und an ihrer Stelle sind nur kleine, nicht besonders unterschiedene Arterienzweige vorhanden. Bei Einhufern und Schweinen ist die vorhandene Vertebralarterie blos auf den Hals beschränkt, und Aeste der Occipitalis treten in die Schädelhöhle zu einer Basilararterie zusammen. Bei Anderen ist der Endast der Vertebralis mit jenem Zweige der Occipitalis in Verbindung, und bei Wiederkäuern tritt ein Zweig zur Basilararterie, während bei den Tylopoden sogar der Stamm der Vertebralarterie abweichende Lagerung besitzt, indem er grösstentheils innerhalb des Rückgratcanals streckenweise die Wirbel durchbohrend verläuft. Die vergleichende Beurtheilung dieser mannichfachen Zustände wird vor allem das primitive Verhalten aufzusuchen und die Modificationen aus collateralen Kreislaufseinrichtungen zu erklären haben. Dass für den gegebenen Fall das verbreitetste Verhalten erst ein durch Verbindung mehrfacher und dazu sehr verschiedener Arterienstrecken entstandenes ist, wird das Ergebniss sein.

Besonderer Eigenthümlichkeiten der Arterienverbreitung wird bei den V
(S. 855) Erwähnung gethan.

Die Arterien des Herzens (A. coronariae) der Wirbelthiere hie
ihres Ursprungs ein verschiedenes Verhalten dar. Bei den Fischen entspr
den Kiemenvenen. Meist ist nur eine Arterie vorhanden, die von der zw
vene der linken Seite hervorgeht (Teleostier). Die Amphibien besitzen g
Coronaria, welche aus der rechten Carotis entspringt. Bei den Reptilien
Kranzarterien ihren Ursprung näher am Herzen, aus der rechten Aorta, n
ferner von deren Semilunarklappen. Eine besteht bei Schildkröten und vi
zwei besitzt ein Theil der Saurier und die Schlangen. Wie bei den bald ei
Kranzarterien besitzenden Crocodilen ersichtlich, ist das Vorkommen zv
aus einer Sonderung des ersten linken Astes der einfachen Arterie hervorg
Vögel und Säugethiere bleiben beide Arterien constant.

Die Verbreitung der Kranzarterien geschieht bei Fischen und Amphibi
flächlich, so dass sie dem Pericardialüberzug des Herzens angehörig betr
können. Bei Vögeln und Säugethieren senden sie tiefere Zweige ab, und s
bei den ersteren durch ihren tieferen Verlauf ausgezeichnet, Verschiedenl
der Entwickelung der Ventrikelwandung aus einem durch reiche Trabekel
gebildeten Zustande in eine compactere Beschaffenheit in Zusammenhang

Bezüglich die Coronararterien vergl. Hyrtl: Ueber die Selbststeuerun
Wien 1855.

Venensystem.

§ 246.

Das Venensystem der Wirbelthiere bietet durch seine zahl
den Fischen bis zu den Säugethieren hin wahrnehmbaren Un
nicht minder wichtige Erscheinungen, als auf dem arteriellen
Blutbahn vorkommen. Das zum Herzen zurückkehrende Blut s
bei den *Fischen* in vier Längsstämmen, zwei vorderen und zv
Die jeder Seite treten in einen Querstamm (Ductus Cuvieri. I
über, der mit jenem der anderen Seite in einer
Vorhofe des Herzens gelagerten Sinus (*sv*) einm
vordere vorzüglich das Venenblut des Kopfes san
bezeichnet man als Jugularvenen (*j*), das
welches die Venen der Rumpfwand, der Nieren u
Geschlechtsorgane aufnimmt, als Cardinalven
unpaare Caudalvene unter der Arterie im Caudal
fend, theilt sich bei den Cyclostomen und den Sel
noch bei manchen Teleostiern in zwei Aeste, die
dinalvenen der betreffenden Seite sich fortsetzen
Teleostiern setzt sich diese Caudalvene mit ein
Aste in die rechte, mit einem schwächeren
dann meist gleichfalls schwache Cardinalvene f

Fig. 296.



Fig. 296. Schema des primitiven Venensystems. *j* Jugularver
vene. *dc* Ductus Cuvieri. *h* Venae hepaticae. *sv* Sinus venosus.

leitet sich der Uebergang der ganzen Caudalvene in die rechte Cardinalvene ab, wie solches bei einer Anzahl von Teleostiern beobachtet ist.

Indem die Caudalvene in die Niere Zweige absendet, die bald vollständig, bald theilweise in diesem Organe sich auflösen, bilden sie damit Venae renales advehentes, welche durch Venae revehentes in die Cardinalvenen mündend, einen **Pfortaderkreislauf der Niere** herstellen. Ein zweiter, ähnlich sich verhaltender Gefässapparat wurzelt am Darm und führt das Venenblut desselben durch einen als **Pfortader** bezeichneten Gefässtamm zur **Leber**. Darin vertheilt, wird es durch Lebervenen, die meist zu mehreren Stämmen sich vereinigen zum gemeinsamen Venensinus geleitet.

An dieser Anordnung des Venensystems der Fische können wir den paarigen, meist symmetrisch erscheinenden Abschnitt von dem nur durch die Lebervenen dargestellten unpaaren Abschnitt unterscheiden, und wollen zunächst den ersteren in seinen Umwandlungen durch die Wirbelthierreihe verfolgen, da er bei Allen wenigstens in den wesentlichsten Zügen sich in frühen Entwickelungsstadien als vererbte Einrichtung wieder vorfindet, und als die Grundlage des embryonalen Venensystems den Ausgangspunct für spätere Umgestaltungen abgibt.

Bei den *Amphibien* nimmt der wie bei den *Reptilien* noch vorhandene Venensinus die beiden Jugularvenen auf, welche das gleiche Ursprungsgebiet wie bei den Fischen besitzen. Sie persistiren von da an bei allen Wirbelthieren, während das hintere Venenpaar, die Cardinalvenen (Fig. 297. *vc*) nur während der ersten Embryonalperioden in einem mit den Fischen übereinstimmenden Verhalten vorkommt. Sie sind die Venen der Primordialnieren. Ihr vorderer Abschnitt obliterirt, und ihr hinterer stellt, Venen anderer Gebiete aufnehmend, Venae renales advehentes vor. Schon vor dem Schwinden des in die Cuvier'schen Gänge einmündenden Theils der Cardinalvenen entstehen bei den Reptilien vier andere Stämme, welche vorzüglich Intercostalvenen aufnehmen und als Venae vertebrales bezeichnet werden. Die vorderen und hinteren jeder Seite vereinigen sich und münden in die Jugularvene ihrer Seite ein. Die Verbindung mit der linken Jugularvene schwindet später, worauf die linken Vertebralvenen unter Entwickelung von Queranastomosen mit den rechten sich vereinigen, und wie diese in die rechte Jugularvene einmünden.

Fig. 297.



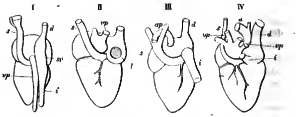
Mit dem Aufhören der Verbindung der Cardinalvenen mit den Cuvier'schen Gängen erscheinen diese als Fortsetzungen der Jugularvenen, in welche die von den Vordergliedmaassen kommenden Subclavien einmünden. Diese Stämme werden dann als **obere Hohlvenen** bezeichnet. Die aus den Körperwandungen das Blut aufnehmenden Vertebralvenen sind nur während

Fig. 297. Vorderer Abschnitt des Venensystems eines *Schlangen-Embryo*. *v* Herzkammer. *ba* Bulbus arteriosus. *a* Vorhof. *DC* Linker Ductus Cuvieri. *vc* Linke Cardinalvene. *vJ* Linke Jugularvene. *vu* Umbilicalvene. *U* Urniere. *l* Labyrinthanlage. (Nach Rathke.)

des Embryonalzustandes in grösserer Ausdehnung vorhanden und erleiden meist eine bedeutende Rückbildung, so dass sie später als unansehnliche Stämmchen erscheinen. Auch ihre ursprüngliche paarige Anordnung wird aufgegeben (Schlangen), und der grösste Theil des Gebietes dieser Venen ordnet sich einem anderen Venenbezirke (Vena cava inferior) unter.

Wesentlich ähnliche Einrichtungen treffen wir auch bei den *Vögeln*. Ein Paar Jugularvenen, welches häufig, wie es schon bei den Schlangen der Fall war, eine ungleiche Ausbildung zeigt, bildet die Hauptstämme für das aus den vorderen Körpertheilen rückkehrende Blut. An der Schädelbasis sind sie meist durch einen Querstamm mit einander verbunden, in den gleichfalls vom Kopfe wie von der Halswirbelsäule Venen eintreten. Mit der Rückbildung der einen (linken) Jugularvene bildet dieser Querstamm die Bahn für die Ueberleitung des Blutes in die rechte Jugularvene. Die Vertebralvenen

Fig. 298.



sind zu unansehnlichen Gefässen geworden. Die Jugularvenen vereinigen sich mit den in die Subclavien zusammentretenden Venen der Vorderextremität. Die beiden dadurch entstehenden Stämme erscheinen wieder als obere Hohlvenen. Indem diese noch hintere Vertebralvenen aufnehmen, gibt sich ein Abschnitt von ihnen als aus dem bei den Fischen persistirenden Querstamme (Ductus Cuvieri) entstanden zu erkennen. Diese münden jedoch getrennt in den rechten Vorhof ein, da der noch bei den Reptilien vorhandene Sinus (vergl. Fig. 298. I. *s. v*) in die Wand des Vorhofs übergegangen ist, und somit einen Theil desselben bildet. Diese Verbindung anfänglich ausserhalb des Herzens gelagerter Theile mit dem Herzen erscheint zwar äusserlich noch vollständig, im Innern des rechten Vorhofs sind aber noch Andeutungen der ursprünglichen Sonderung wahrzunehmen. Beiderlei Vertebralvenen nehmen bei den Vögeln ihren Verlauf in einem von den Rippen umschlossenen Canal, so dass sie dadurch schon als von den Cardinalvenen zu sondernde Gefässe sich darstellen.

Die Anlage des Venenapparates der *Säugethiere* stimmt mit jener der niederen Wirbelthiere vollkommen überein. Zwei Jugularvenen (Fig. 296)

Fig. 298. Verhalten der grossen Venenstämme am Herzen. I *Reptil* (Python). II *Vogel* (Sarcorhamphus). III *Beutelthier* (Halmaturus). IV *Schwein*. Sämmtlich von hinten dargestellt. *i* Vena cava inferior. *s* Vena cava superior sinistra *d* Vena cava superior dextra. *ap* Arteria pulmonalis. *a* Aorta. *sv* Sinus venosus.

nehmen Cardinalvenen auf, und die jederseits gebildeten gemeinsamen Stämme treten in einen Venensinus, der sich mit dem Vorhofe verbindet, und später bei der Scheidung des Vorhofes in den rechten Vorhof aufgenommen wird. In letzteren münden alsdann zwei Venenstämme getrennt ein, von denen jeder in einen vorderen stärkeren und hinteren schwächeren Stamm sich fortsetzt. In den vorderen (Fig. 299. *A*) senken sich mit der Bildung der Vorderextremitäten die Venae axillares oder subclaviae (*s*) ein. Die beiden aus dem Zusammentreten der Venae subclaviae mit den primitiven Jugularvenen gebildeten Venenstämme werden wieder als obere Hohlvenen (Venae cavae sup. oder V. brachio-cephalicae) unterschieden.

Das Gebiet der Cardinalvenen wird allmählich mit der Entwickelung des Systems der unteren Hohlvene beschränkt, indem ein Theil des anfänglich durch die Cardinalvenen gesammelten Blutes der unteren Hohlvene zugeleitet wird. Dabei erleiden die Cardinalvenen selbst eine Rückbildung, indem aus einem Theile ihrer Wurzeln neue Längsvenenstämme sich bilden, die wieder wie bei den Reptilien die Vertebralvenen vorstellen, und in das in den Cuvier'schen Gang mündende Ende der Cardinalvenen sich fortsetzen. Durch die Minderung ihres Gebietes erscheinen diese Vertebralvenen (Fig. 299. *A. B. v*) nur als Zweige der aus den Cuvier'schen Gängen und den Jugularvenen entstandenen Stämme, eben der oberen Hohlvenen. Sie bestehen bei Monotremen, bei den Beutelthieren, vielen Nagern und Insectenfressern fort. Bei Anderen wird durch Entwickelung von Queranastomosen ein Theil des sonst der linken oberen Hohlvene (Fig. 299. *B*) zugeführten Blutes in die rechte übergeleitet, wobei der linke obere Hohlvenenstamm sich rückbildet (Nager, Wiederkäuer, Einhufer). Bei vollständiger Ausbildung dieses Verhältnisses schwindet der grösste Theil des Stammes dieser Vene vollständig, und es bleibt von ihr nur der ursprünglich den linken Ductus Cuvieri bildende, zwischen linker Kammer und Vorkammer gelagerte Endabschnitt (Fig. 299. *C. cor*), in welchen die Herzvenen münden, als Sinus der Kranzvene des Herzens fortbestehen. Eine halbringförmige Falte scheidet ihn auch beim Menschen von der eigentlichen Kranz-

Fig. 299.

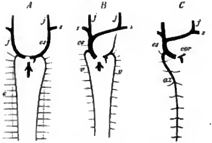


Fig. 299. Umwandlung des primitiven paarigen Venensystems bei *Saugethieren*. *A* Die Vertebralvenen sind an die Stelle eines Theiles der Cardinalvenen getreten, welche durch punctirte Linien angedeutet sind. *B* Die linke primitive Jugularvene ist an ihrem unteren Abschnitte rückgebildet, ihr Gebiet ist durch einen Querstamm mit der rechten vereinigt. *C* Die linke Jugularvene ist mit dem Ductus Cuvieri bis auf ein dem Herzen anliegendes Rudiment verschwunden, das Gebiet der linken Vertebralvene ist in das der rechten aufgenommen. *j* Jugularvene. *s* Vena subclavia. *cs* Vena cava superior. *c* Cardinalvene. *v* Vertebralvene. *cor* Vena coronaria. *az* Vena azygos.

vene, und die an seiner Mündung in die rechte Vorkammer liegende Valvula Thebesii ist eine Zeit lang Klappe der linken oberen Hohlvene. Die rechte obere Hohlvene ist dann der einzige vordere Hauptstamm geworden (Cetaceen, Carnivoren, Affen, Mensch).

Mit der Reduction des linken oberen Hohlvenenstammes erleiden auch die Cardinalvenen oder die aus ihrem Gebiete hervorgegangenen Vertebralvenen bedeutende Veränderungen. Während sie in dem ersten Falle jederseits in die bezügliche Hohlvene münden (Fig. 299. *A*), und auch im zweiten Falle bei der Ausbildung einer rechten Hohlvene linkerseits selbständig in den rechten Vorhof treten (*B*), wird mit der Reduction dieses zum Herzen verlaufenden Abschnittes eine Verbindung mit der rechten Vertebralvene eingeleitet. Die linke Vertebralvene setzt sich durch Queranastomosen mit der rechten in Zusammenhang, und diese wird nach Auflösung der Verbindung des oberen Endes mit der linken oberen Hohlvene zur Vena hemiazygos, während die rechte in ihrem früheren Verhalten wenigstens der Lage nach fortdauernd, zur Vena azygos wird (Fig. 301). Wo zwei obere Hohlvenen bestehen, bleiben die beiden Cardinalvenen nicht immer unverändert, vielmehr überwiegt auch hier häufig der eine Stamm über den anderen, der bis zum Verschwinden reducirt sein kann. Dann entsteht eine von beiden Seiten her Intercostalvenen aufnehmende Vena azygos, welche bald in den linken, bald in den rechten oberen Hohlvenenstamm einmündet. Nicht selten kommt dieses Zusammentreten zu einem einzigen, Intercostalvenen aufnehmenden Stamm auch beim Bestehen eines einzigen (rechten) oberen Hohlvenenstammes vor (z. B. bei Carnivoren) (Fig. 299. *C. az*).

In dem Verhalten der Wurzeln der Jugularvenen ergeben sich bemerkenswerthe Verschiedenheiten. Bei den meisten Säugethieren werden sie aus zahlreichen, von äusseren und inneren Kopftheilen kommenden Venen gebildet. Von diesen Venen leitet eine einen Theil des Blutes aus der Schädelhöhle durch das Foramen jugulare ab. Sie stellt nur ein untergeordnetes Gefäss dar, indem die Hauptausfuhr jenes Blutes durch einen zwischen Petrosum und Squamosum gelagerten Canal (Canalis temporalis) stattfindet. Bei manchen Säugethieren wird unter Erweiterung des Foramen jugulare auch die dort beginnende Vene stärker, und gewinnt allmählich über die anderen aus dem Schädel leitenden Bahnen die Oberhand, wobei sie sich zu der bei den Affen wie beim Menschen vorkommenden Vena jugularis interna gestaltet. Die übrigen Venen vereinigen sich zur Jugularis externa, welche bei den meisten Säugethieren die vorherrschende ist.

Etwas abweichend in der Anordnung des Venensystems verhalten sich die *Myxinoiden*, bei denen die beiden Cardinalvenen einen einzigen Stamm bilden, in welchen auch die linke Jugularvene tritt. Durch Aufnahme von Venen der Rumpfwand erhält die rechte Jugularvene das Uebergewicht.

Als eine für die Richtung des Blutstroms wichtige Einrichtung des Venensystems sind die Klappen aufzuführen, die als faltenartige Vorsprünge der Wand schon bei Fischen auftreten, und namentlich an den Einmündungen der grossen Stämme in den Sinus des Vorhofs vorkommen. Auch den Amphibien und Reptilien kommen sie zu, doch sind es auch hier nur sogenannte Winkelklappen. Regelmässig angeordnet und in

grösserer Zahl trifft man sie bei den Vögeln, vor allem aber bei Säugethieren, welch' letzteren sie nur an den Venen der Leibeshöhlen und der Eingeweide, sowie an denen des Kopfes und Halses abgehen. Ausser den Winkelklappen spielen die Taschenklappen hier eine bedeutende Rolle.

Rhythmisch pulsirende Stellen des Venensystems sind oben bei Amphioxus erwähnt worden, sie finden sich als ein Pfortaderherz auch bei Myxine. Die Erweiterung der Caudalvene des Aals gehört ebenfalls hieher. Eine nicht unbedeutende Anzahl von Venen (V. cavae, iliacae, axillares) zeigt bei den Amphibien gleichfalls Pulsationen, die von der Herzbewegung unabhängig sind. Solche Venen besitzen in der Wand der bezüglichen Abschnitte quergestreifte Muskelfasern, die auch am Sinus venosus der Vorkammer allgemein verbreitet sind, und noch an den Enden der Hohlvenenstämme der Säugethiere vorkommen.

Ueber die Umwandlungen des paarigen Abschnittes des Venensystems vergl. RATHKE, Ueber den Bau und die Entwickelung des Venensystems der Wirbelthiere (dritter Bericht des naturwiss. Seminars zu Königsh.) 1838: ferner: Entwickel. d. Natter. Für Amphibien. BUROW (op. cit.), GRUBY, Ann. sc. nat. II. XVII. S. 209. RUSCONI (op. cit.). Für Reptilien SCHLEMM (Tiedem u. Trevir., Zeitschr. f. Phys. II). Ferner JAQUART, Ann. sc. nat. IV. IX. Für *Vögel*: NEUGEBAUER, Nova Acta Acad. L. Car. XXI. II. Für die Säugethiere ist von Wichtigkeit J. MARSHALL, Philos. Transact. 1850. Ferner bezüglich des Verhaltens der Vena azygos STARK, de venae azygos natura, vi, atque munere. Leipzig 1835. BARDELEBEN, A. A. Ph. 1848. S. 497. Bei den Sirenen und Cetaceen wird das System der Azygos durch innere Vertebralvenen ersetzt, die im Rückgratcanale verlaufend in die hintere Hohlvene ausmünden (v. BAER, N. Acta Ac. L. C. XVII. 1. S. 400).

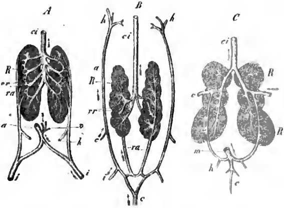
§ 247.

Das zweite grosse Venengebiet beginnt sehr unansehnlich bei den *Fischen*, indem es dort einzig durch die Lebervenen vorgestellt wird, die zu mehreren einzeln oder in einen Stamm vereinigt in den gemeinsamen Venensinus einmünden. Mit der Verminderung des Gebietsumfanges der Cardinalvenen bildet sich im Zusammenhange mit den Lebervenen ein neuer Bezirk, den man als den der unteren Hohlvene bezeichnet. Schon bei *Amphibien* sammeln sich Venen an der hinteren Leibeswand zu einer unteren Hohlvene, welche die Lebervenen aufnimmt. Derselbe Stamm sammelt zugleich Blut aus den Venen der Niere und wird damit zur Vena renalis revehens (Fig. 300. *A. ci*). Das Blut aus den Hinterextremitäten tritt in eine Vena iliaca (*A. i*), welche bei den urodelen Amphibien jederseits einen Ast der sich spaltenden Caudalvene aufnimmt. Sie bildet, in die Niere sich auflösend, eine Vena renalis advehens. Bei den Anuren geht gleichfalls die Vena iliaca diese Beziehung ein. Ein Zweig von ihr tritt gegen die Medianlinie des Abdomen und nimmt von der sogenannten Harnblase Venen (Fig. 300. *A. v*) auf, worauf er sich mit jener der anderen Seite zu einem unpaaren zur Leber verlaufenden, und damit dem Pfortadersystem sich verbindenden Stamm (*a*) (Vena epigastrica, Vena abdominalis) vereinigt. Die Venen des Darmcanals und der Milz sammeln sich zu einem Pfortaderstamme, der längs der Leber sich in Endzweige auflöst.

Der hintere Abschnitt des Venensystems der *Reptilien* bildet sich nach Auflösung des Systems der Cardinalvenen zunächst aus dem Stamme der Lebervenen und den rückführenden Venen der Nieren. Daraus entsteht der

Stamm einer unteren Hohlvene (Fig. 300. *B. ci*), die unter der rechten oberen Hohlvene in den gemeinsamen Venensinus einmündet. In den einzelnen Abtheilungen der Reptilien bestehen jedoch mannichfache Modificationen, und nur die Saurier und Ophidier zeigen noch manchen engeren Anschluss an die Verhältnisse des Venenapparates der Amphibien. Die Caudalvene theilt sich in zwei Stämme, welche bei den Eidechsen Venen der hinteren Extremitäten aufnehmen und Venae renales advehentes vorstellen, indem sie sich schliesslich in den Nieren vertheilen. (Ueber den Verlauf der Venen an den Nieren der Schlangen siehe Fig. 307). Mit diesen Venen verbinden sich Venen von der Wirbelsäule, sowie bei den Schlangen noch durch Anastomosen mit der Pfortader eine Eigenthümlichkeit ausgedrückt ist.

Fig. 300.



Aehnlich verhalten sich auch die Crocodile, deren Vena caudalis (Fig. 300. *B. c*) gleichfalls sich theilt, dann aber einen Querstamm bildet, der die Venae renales advehentes (*ra*) absendet. In allen drei Abtheilungen bilden die Venae renales revehentes einen median vor der Wirbelsäule verlaufenden Stamm, und in der Niere besteht ein Pfortaderkreislauf. Dieser scheint dagegen bei den Schildkröten zu fehlen, deren Caudalvene sich zwar gleichfalls theilt, und ihre beiden Aeste die Venen der Hinterextremität abführen lässt, aber dann in ein anderes Venengebiet sich fortsetzt.

Dieses letztere wird dargestellt durch die Venae epigastricae oder abdominales, die aus einem embryonalen Venenapparate hervorgehen.

Fig. 300. Hinterer Abschnitt des Venensystems. *A* vom *Frosch*, *B Alligator*, *C Vogel*. Bezeichnung: *R* Nieren. *c* (unpaarer Stamm) Caudalvene. *c* Vena cruralis. *i* Vena ischiadica. *v* Venae vesicales. *a* Vena epigastrica (abdominalis). *m* Vena coccygeo-mesenterica. *ra* Vena renalis advehens. *rr* Vena renalis revehens. *ci* Vena cava inferior. *h* in *A* und *C* Vena hypogastrica, in *B* Ende der Vena epigastrica in der Leber.

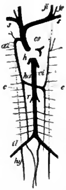
Mit der Entwickelung der Allantois bildet sich aus dem dieselbe begleitenden Gefässnetze ein Venenpaar aus, welches anfänglich (nach RATHKE bei der Natter) mit den Enden der Cuvier'schen Gänge zusammen ausmündet. Diese Venae umbilicales nehmen von der Bauchwand her Venen auf, und stehen zugleich, wie jedoch hier nicht weiter erörtert werden soll, mit der Bildung des Pfortaderkreislaufs der Leber in Verbindung. Bei den Schlangen verschwindet diese Umbilicalvene und die von der Bauchwand her in sie einmündenden Venen lösen sich in einen Plexus auf, dagegen bleibt bei den Eidechsen eine der Umbilicalvenen mit ihrem Endabschnitte bestehen und bildet mit den in sie mündenden Venen der Bauchwand eine Vena epigastrica, die, auch von der Harnblase Venen empfangend, nach vorn zur Leber zieht.

Bei den Crocodilen und Schildkröten bleiben die Enden der zwei Umbilicalvenenstämme bestehen und werden, da die Venen der Bauchwand sich in sie fortsetzen, Theile der Venae epigastricae. Wie die einfachen Venen der Amphibien und Eidechsen treten auch sie zur Leber, und verbinden sich bei den Crocodilen mit Aesten der Pfortader, indess sie bei den Schildkröten sich von beiden Seiten her in einen Querstamm vereinigen, der die hier nicht zu einem Pfortaderstamme vereinigten, einzelnen Venae intestinales in sich ausmünden lässt. In beiden Fällen vertheilen sie sich in der Leber, gehören somit zum Pfortadersysteme derselben. Bei den Crocodilen wie bei den Schildkröten gehen die Venae epigastricae (Fig. 300. *B. a*) aus den beiden Aesten der Caudalvene (c) hervor und nehmen die Cruralvene (c) auf, sowie auch vorher die Venae ischiadicae in sie münden. Da aber bei den Crocodilen auch die Venae renales advehentes aus der Caudalvene und der Vereinigung derselben mit den Venae ischiadicae entspringen, so wird hier ein Theil des aus dem hinteren Körperabschnitte kommenden Venenblutes in den Pfortaderkreislauf der Niere übergeführt, und das übrige in jenen der Leber. Bei den Schildkröten dagegen wird bei dem Mangel zuführender Nierenvenen das gesammte Blut aus dem hinteren Körperende in die Leber geleitet, indem in die Venae epigastricae auch noch Vertebralvenen einmünden, die über den rippenartigen Querfortsätzen wurzeln.

Bei den *Vögeln* erscheinen manche der bei den Reptilien bleibenden Venen als vorübergehende Bildungen. Die untere Hohlvene (Fig. 300. *C. ci*) setzt sich auch hier aus zwei aus den Nieren kommenden Stämmen zusammen, welche jedoch die Venen der hinteren Gliedmaassen (e) aufnehmen und bei der Grösse dieser Gefässe als Fortsetzungen derselben betrachtet werden können. Ausser den in den Nieren wurzelnden Zweigen treten in diese Stämme noch zwei Venae hypogastricae (*h*) ein, die an der Wurzel des Steisses durch eine Queranastomose verbunden sind, welche von hinten her die Caudalvene (c) aufnimmt und nach vorne eine zur Vena mesenterica ziehende Vene (*m*) (Vena coccygeo-mesenterica) abgibt. Die letztere ist auch bei den Crocodilen als ein weiter Venenstamm vorhanden, der mit dem die beiden Aeste der Caudalvene verbindenden Querstamme anastomosirt, und so einen Theil des aus dem Schwanze oder auch aus den Hinterextremitäten kommenden Venenblutes vom Nierenpfortaderkreislaufe ableitet.

Die bei den Vögeln bestehende Anordnung der Venen in den Nieren macht einen Pfortaderkreislauf in diesen Organen möglich, aber seine Existenz ist noch nicht sicher nachgewiesen. Bei den *Säugethieren* ist er verschwunden. Die Verhältnisse der Umbilicalvenen und der Venae omphalo-mesentericae sind jenen der Reptilien ähnlich. Doch scheinen im Einzelnen, selbst für die grösseren Stämme, manche Abweichungen zu bestehen. Sehr frühzeitig bildet sich die von den Nieren und den Keimdrüsen das Blut sammelnde untere Hohlvene (Fig. 301. *ci*) aus, welche mit den vereinigten Umbilicalvenen zusammentritt, und nach dem Schwinden der rechten Umbilicalvene die linke aufnimmt. Mit dem Ende des Hohlvenenstammes (Fig. 301. *ci*) verbinden sich nach Auflösung der Cardinalvenen (c) die Venen des Beckens (*hy*) und der hinteren Extremität (*il*), während sich zugleich die Caudalvene mit ihm vereinigt. Zur Zeit, da die Umbilicalvene den grössten Venenstamm vorstellt, erscheint die Cava inferior nur wie ein Zweig desselben. An der Eintrittsstelle der Umbilicalvene in die Leber bilden sich Aeste in letzteres Organ, während gleichzeitig ähnliche Zweige aus der Leber in die Vereinigungsstelle der Umbilicalvene mit der Cava inferior treten; letztere stellen die Lebervenen vor. Dadurch wird der Pfortaderkreislauf in der Leber angebahnt, und indem das aus der Umbilicalvene dem Herzen zugeführte Blut den Umweg durch die Leber macht, bildet sich das zwischen ein- und ausführenden Venen liegende Stück der Umbilicalvene zurück, um später den Ductus venosus Arantii vorzustellen. Das die Mesenterialvenen aufnehmende Stück der Vena omphalo-mesenterica wird dabei zum Stamme der Pfortader, während die von der Umbilicalvene in die Leber gebildeten Aeste nach Obliterirung des Ductus Arantii die Aeste der Pfortader vorstellen. So wird die untere Hohlvene zum hinteren Hauptstamme, in welchen die Venen des Beckens, der hinteren Extremitäten, der Nieren und der Geschlechtsorgane einmünden, indess die Venen des Darmcanals und der Milz die Pfortader bilden.

Fig. 301.



Wie für das vordere Venensystem allein aus dem embryonalen Verhalten Aufschlüsse für die Vergleichung sich ergeben, so erhalten wir auch für das hintere System, welches in der Bildung einer unteren Hohlvene seine letzte Modification empfängt, aus derselben Quelle die Nachweise eines genetischen Zusammenhanges verschiedenartiger Zustände. Während das erstere System aus den Körpervenen hervorging, so leitet sich das letztere bei den Amnioten vorzüglich aus Venen des Dottersackes und der Allantois ab, und die gegen Fische und Amphibien bestehende Verschiedenheit gründet sich wesentlich auf die Bildung und die embryonale Rolle jener Theile. Siehe hierüber vorzüglich die verschiedenen Schriften Rathke's.

Fig. 301. Schema der Hauptstamme des Venensystems des Menschen (vergl. damit Fig. 299). *cs* Vena cava superior. *s* Vena subclavia. *je* Jugularis externa. *ji* Jugularis interna. *az* Vena azygos (rechte hintere Vertebralvene). *ha* Vena hemiazygos. *c* Andeutung der Cardinalvenen. *ci* Vena cava inferior. *h* Venae hepaticae. *r* Venae renales. *il* Vena iliaca. *hy* Vena hypogastrica.

Eine aus Anpassung hervorgegangene Eigenthümlichkeit ergibt sich für das Stammesende der unteren Hohlvene bei tauchenden Vögeln und Säugethieren (Ornithorhynchus, Castor, Delphinus, Phoca etc.), bei denen das genannte Gefäss eine beträchtliche Erweiterung besitzt, die in der erstgenannten Classe noch in der Leber, bei den Säugern unter dem Zwerchfelle liegt. Bei der Fischotter ist diese Erweiterung sogar in die Länge gedehnt, und bei Phoca wird die Hohlvene beim Durchgange durchs Diaphragma mit einem Sphincter umgeben, Einrichtungen, welche sämmtlich darauf hinzielen, das Venenblut vom Herzen abzusperren.

Ueber das Nierenvenensystem der unteren Abtheilungen der Wirbelthiere s. Jacobson, De systemate venoso peculiari. Hufniae 1821. Ferner Nicolai, Isis 1826. Hyrtl, Ueber das uropoetische System der Knochenfische. D. W. II. Bezüglich der Vögel: Jourdain, Ann. sc. nat. IV. xii. S. 134. Neugebauer (op. c.).

Wundernetze.

§ 248.

Die Vertheilung der Blutgefässe im Körper geschieht in der Regel unter allmählicher Verästelung der einzelnen Stämme, bis dann aus den feinsten Verzweigungen der Arterien und Venen das System der Capillaren hervorgeht, beiderlei Blutgefässe mit einander verbindend. Abgesehen von den eigenthümlichen Einrichtungen, wie sie die Schwellkörper und andere erectile Organe besitzen, oder wie sie in den von knöchernen Wandungen umschlossenen, oft mehr lacunären Bluträumen bestehen, herrscht im Blutgefässapparate vieler Organe bezüglich der Vertheilung der Gefässe eine vom gewöhnlichen Verhalten etwas abweichende Weise. Eine Vene oder Arterie theilt sich nämlich plötzlich in ein Büschel feiner Aeste, die mit oder ohne Anastomosen sich entweder in das Capillarsystem verlieren, oder sich bald wieder in einen Stamm sammeln. Eine solche Gefässvertheilung bezeichnet man seit lange als Wundernetz, Rete mirabile. Ihre Bedeutung liegt offenbar in einer Verlangsamung des Blutstroms und Vergrösserung der Oberfläche der Gefässbahn, woraus eine Veränderung sowohl in der Stromgeschwindigkeit wie in den Diffusionsverhältnissen der ernährenden Flüssigkeit resultiren muss. Geht aus einer solchen Auflösung eines Gefässes wieder ein Gefässstamm hervor, so nennt man das Wundernetz bipolar oder amphicentrisch, bleibt das Gefässnetz aufgelöst, so wird die Bildung als diffuses, unipolares oder monocentrisches Wundernetz bezeichnet. Bald sind nur Arterien oder nur Venen (Rete mirabile simplex), bald beiderlei Gefässe unter einander gemischt (Rete mirabile geminum seu conjugatum) an dieser Bildung betheiligt.

Solche Wundernetze finden sich an den verschiedensten Körperstellen und Organen: besonders hervorzuheben sind folgende:

1) In den Pseudobranchien der Fische. Diese stellen arterielle Wundernetze vor, indem sie von einer Arterie Blut empfangen und eine Arterie hervorgehen lassen. Die erstere kommt entweder direct aus einer Kiemenvene, oder ist als Art. hyoidea die Fortsetzung einer solchen, oder sie entspringt aus dem Circulus cephalicus. Die aus den Blättchen der Pseudobranchie sich sammelnde ausführende Arterie bildet gewöhnlich die Art. ophthalmica magna. (S. bezüglich der hierüber bestehenden Meinungsverschiedenheit oben § 234).

2) Wundernetze der Chorinniden der Knochenfische bilden die sogenannte »Chorioidealdrüse«. Sie empfängt ihr Blut aus der Art. ophthalm. magna und giebt es den Arterien der Aderhaut ab.

3) Zweige der Carotis bilden häufig amphicentrische Wundernetze. Solche kommen schon bei Selachiern vor. Auch bei Vögeln und Säugethieren finden sich Wundernetze an den Zweigen der inneren Carotis (z. B. bei Wiederkäuern, Schweinen), theils in der Schädelhöhle, theils in der Orbita oder der Nasenhöhle gelagert.

4) Wundernetze der Arteriae intercostales der Delphine; eben solche bilden bei denselben die Venae iliacae.

5) Die Arterien und Venen der Eingeweide gehen gleichfalls Wundernetzbildungen ein. Ein sehr verbreitetes Wundernetz bildet die grosse Eingeweidearterie und die Pfortader an der Leber des Thunfisches (S. J. Müller u. Eschricht, Abh. d. Berl. Acad. 1835); ähnliche kommen bei Haien an Eingeweidenarterien und den Lebervenen vor. Bei den Säugethieren bildet die Eingeweidearterie zuweilen Wundernetze, z. B. beim Schwein, auch beim Pecari. Endlich gehören hieher die meist amphicentrischen Wundernetze an der Schwimmblase der Fische, z. B. beim Aal, Barsch, bei Gadusarten.

6) Auch die Blutgefässe der Extremitäten bilden Wundernetze bei vielen Säugethieren. Bald sind nur die Arterien, bald die Venen, bald beide daran betheiligt. Sie bilden häufig Uebergänge zu den einfacheren Gefässgeflechten, die wegen ihrer grossen Verbreitung im Venensystem nicht mehr als besondere Einrichtungen zu betrachten sind. Eine solche Uebergangsbildung wurde durch Vrolik und Schröder van der Kolk an den tiefen Armvenen bei Vögeln gezeigt, wo die Armvenen die Art. cubitalis und radialis derart umspinnen, dass an einzelnen Stellen die Arterie wie in eine einzige, grosse, nur hie und da durchbrochene Vene eingebettet erscheint. Solches findet sich bei Sarcorhamphus, Falco, Strix, Grus, Podiceps, Larus, Carbo und Cygnus (Ann. sc. nat. IV. v). Zahlreicher sind solche Gebilde bei Säugethieren. Dahin gehört die büschelförmige Zertheilung der Art. brachialis, sowie der Art. iliacae bei den Monotremen und verschiedenen Edentaten. Bei Bradypus tridactylus entsendet die Arteria subclavia ein Buschel kleiner Arterien, welche die Fortsetzung des Stammes begleiten und die Muskeln des Vorderarmes und die Ulnarseite der Hand versorgen, während der Hauptstamm als Radialarterie zur Hand verläuft. Eine ähnliche Auflösung der Brachialarterie findet bei Bradypus didactylus und Stenops tardigradus statt. Bei den Monotremen sind diese arteriellen Wundernetze an den Arterien der Vorder- und Hintergliedmaassen gleichfalls in Verbreitung. Die Auflösung der Caudalarterie in einen plexusartigen Arterienbüschel ist bei Edentaten vorhanden, und feinere arterielle Wundernetze sind an den Aesten der Caudalarterie zu beobachten. Das beim Menschen an der Spitze des Steissbeines gelegene und als Steissdrüse bekannt gewordene Gebilde stellt nach J. Arnold einen von dem Ende der Art. sacralis media gebildeten Arterienplexus dar, den man als das Rudiment eines jener geschwänzten Säugethieren zukommenden Caudalgeflechte zu betrachten hat. S. Rapp (op. cit.), ferner Hyrtl, D. W. V. u. VI, sowie desselben zahlreiche Beschreibungen von Wundernetzen und Gefässgeflechten von Vögeln und Säugethieren in D. W. XXII. — Ueber die Bedeutung und Verbreitung der Wundernetze s. J. Müller, Handb. der Physiol. 4. Aufl. I. S. 187 und dessen Vergl. Anat. der Myxinoiden. Dritte Fortsetzung. S. 99.

Lymphgefässystem.

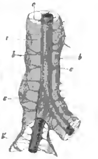
§ 249.

Das Vorkommen eines mit dem Blutgefässystem verbundenen Canalsystems, in welchem die auf dem capillaren Abschnitte des ersteren ausgetre–

tene ernährende Flüssigkeit nach Durchtränkung der Gewebe als Lymphe wieder in den Blutstrom übergeführt wird, bildet eine besondere Einrichtung des Wirbelthierorganismus. Sie scheint aber erst mit weiteren Ausbildungen des Körpers verknüpft zu sein, da sie bei Amphioxus fehlt, und auch bei der embryonalen Entwickelung des Körpers relativ erst spät aufzutreten beginnt, nachdem das Blutgefässsystem sowohl in seinem arteriellen als venösen Abschnitte differenzirt und in Thätigkeit ist. Eine besondere Bedeutung hat der am Darmcanale wurzelnde Abschnitt des Lymphgefässsystems, der das durch den Verdauungsprocess aus dem Chymus bereitete Ernährungsmaterial als Chylus aufnimmt und dessen Zufuhr in die Blutbahn vermittelt.

Ausser der Rückleitung der Lymphe kommt diesem Canalsysteme noch eine andere, seine anatomischen Verhältnisse complicirende Verrichtung zu. In seinen Bahnen sind nämlich die Keimstätten von Zellen eingebettet, die als Formelemente der Lymphflüssigkeit auftreten, um dem Blute zugeführt allmählich in die Formbestandtheile des letzteren sich umzuwandeln. Dieses Lymphgefässsystem bietet in den unteren Abtheilungen der Wirbelthiere wenig Selbständigkeit dar, indem seine Bahnen zum grossen Theile aus weiten, andere Organe begleitenden Räumen vorgestellt werden. Namentlich sind es die Arterien, welche von Lymphräumen umgeben sind. Die bindegewebige Arterienscheide umschliesst zugleich die Lymphbahn. Auch Venen können von weiten Lymphgefässen umgeben sein; so liegt z. B. die Abdominalvene von Salamandra in ein Lymphgefäss eingeschlossen (Leydig). Ausser diesen Blutgefässe begleitenden Lymphwegen finden sich aber auch in den unteren Abtheilungen bereits selbständiger verlaufende vor, so z. B. solche, die in der Haut oder auch an Abschnitten des Darms und anderen Eingeweiden gelagert sind. Peripherisch bilden die Lymphgefässe durch zahlreiche Anastomosen eine Art von Capillarsystem. Daraus gehen allmählich weitere Räume, entweder Canäle, oder unregelmässig abgegrenzte Sinusse hervor, an deren Stelle erst bei den höheren Abtheilungen Gefässe treten, die im Baue mit den Venen verwandt sind.

Fig. 302.



Bei den *Fischen* erscheinen die Hauptstämme in Gestalt von Lymphsinussen. Solcher finden sich meist zwei paarige vor, oder ein unpaarer unterhalb der Wirbelsäule. Der unpaare Stamm theilt sich nach vorne in zwei Aeste. In diese Stämme sammeln sich theils kleinere Sinusse, theils engere Canäle als Lymphgefässe. Die Verbindung mit dem Venensystem geschieht meist an zwei Stellen. Ein Lymphsinus des Schädels mündet jederseits in die betreffende Jugularvene ein, und am Schwanze verbinden sich

Fig. 302. Ein Stück der Aorta einer Schildkröte (Chelydra) von einem weiten Lymphraum umgeben. *a* Aorta. *b* Aeussere Wand des Lymphraumes, bei *b'* ist dieselbe entfernt, so dass das Blutgefäss frei liegt. *c* Trabekel, welche vom Blutgefäss aus zur Wand des Lymphraumes ziehen. (Natürliche Grösse).

zwei, Seitengefässstämme aufnehmende Sinusse durch eine am letzten Schwanzwirbel zusammentretende Queranastomose mit der Caudalvene.

Neben einem sehr entwickelten subcutanen Lymphraumsystem, welches besonders bei den ungeschwänzten *Amphibien* sich über einen grossen Theil der Oberfläche verbreitet, bildet der subvertebrale Lymphraum der Amphibien einen gleich ansehnlichen Abschnitt. In ihn münden die Lymphgefässe des Darmes (Chylusgefässe) wie der übrigen Eingeweide ein, sowie auch von den Extremitäten her Verbindungen mit Lymphgefässen bestehen. Bei den *Reptilien* treten engere Beziehungen zu den Arterien auf; die Lymphgefässe bilden bald weite, die Arterien umgebende und von Balken durchzogene Räume (Fig. 302), bald stellen sie jene Blutbahnen begleitende Geflechte dar. Letztere lassen sich von ersteren ableiten, indem durch stärkere Ausbildung jener Balken der Lymphraum in einzelne Canäle zerlegt wird, die unter einander anastomosiren. Der die Aorta umgebende Lymphraum theilt sich bei den Crocodilen und Schildkröten in zwei die Venen der Vorderextremität umgebende Stämme, in welche von vorne her, wie von den Extremitäten selbst, Lymphgefässe einmünden. Aehnlich verhalten sich die Lymphstämme der *Vögel*, bei denen der vor der Aorta verlaufende Hauptstamm (Ductus thoracicus), wie auch die kleineren Gefässe eine grössere Selbständigkeit hinsichtlich ihrer Beziehungen zu den Arterien erreicht haben. Die Einmündung der Ductus thoracici findet wie bei den Reptilien in die Venae brachiocephalicae statt. Eine zweite Verbindung findet sich am hinteren Körpertheile, am Anfange des Schwanzes, worin Amphibien und Reptilien übereinkommen. Das betreffende Venengebiet gehört den Venae ischiadicae oder den zuführenden Nierenvenen an.

Bei den *Säugethieren* sind die Lymphgefässe hinsichtlich ihrer Wand noch bedeutender differenzirt, obgleich auch hier die Arterienscheide für Theile des Lymphstroms die Bahn darbietet. Sie bilden auf ihrem sonst meist die Blutgefässe begleitenden Verlaufe vielfache Anastomosen, und sind, wie jene der Vögel, durch Klappen ausgezeichnet. Sowohl die Lymphgefässe der hinteren Extremitäten, als die Chylusgefässe vereinigen sich noch in der Bauchhöhle in einen Hauptstamm, der selten paarig ist und häufig eine bedeutende Erweiterung (Cisterna chyli) besitzt. Daraus setzt sich ein Ductus thoracicus fort, der in den Anfang der linken Vena brachiocephalica einmündet, wo zugleich die Lymphgefässe der vorderen Körpertheile (des Kopfes und der Vorderextremität, auch der vorderen Brustwand, hinzukommen. In dieselbe Vene der anderen Seite treten nur die letzterwähnten Lymphgefässe ein.

Fig. 303.



In der Nähe der Einmündung in Venen zeigen die Lymphgefässstämme meist beträchtliche Erweiterungen, deren Wand durch einen Muskelbeleg ausgezeichnet ist, und rythmische Contractionen ausführt. Man bezeichnet derartige Einrichtungen als Lymphherzen. Sie sind in vereinzelten

Fig. 303. Caudalsinus *aa*. Anastomosirender Querstamm *b*. Seitengefässe *c* und Ursprung der Caudalvene *d* von *Silurus glanis*. (Nach Hyrtl.)

Fällen am Caudalsinus von Fischen beobachtet, genauer dagegen bei Amphibien (Fröschen) und Reptilien (Schildkröten) bekannt; bei ersteren sowohl an den vorderen als an den hinteren Einmündestellen vorhanden, indess bei urodelen Amphibien wie bei Reptilien nur hintere Lymphherzen nachgewiesen sind. Diese letzteren kommen unter den Vögeln nur noch den Ratiten (Strauss, Casuar), und einigen Schwimmvögeln zu, indess sie bei Anderen ihren Muskelbeleg verloren haben und einfache blasenförmige Erweiterungen vorstellen. Bei den Säugethieren endlich scheinen derartige Gebilde nicht mehr zur Entwickelung zu kommen.

Was die Lymphzellen erzeugenden Apparate betrifft, so finden sich hiefür einfache Formen bei Fischen vor, wo im Verlaufe einzelner Lymphgefässe Stellen bestehen, an denen eine Zellenproduction in den Maschen eines bindegewebigen Balkenwerkes vor sich geht. Bei bedeutenderer Entwickelung dieser Einrichtung werden partielle Anschwellungen gebildet, die dann wegen der Beziehungen der Lymphgefässe zu den Arterien, diese begleiten. Selbst bei den höheren Wirbelthieren besteht dieses Verhalten, wenn auch bei der grösseren Selbständigkeit der Lymphgefässe die Arterienscheiden nicht mehr beständig die Bildungsstätten sind. Vorzüglich ist es die Schleimhaut des gesammten Darmcanals, deren Lymphgefässe mit solchen zellenerzeugenden Stellen in Verbindung sind, die dann kleine follikelartige Anschwellungen herstellen. Sie finden sich zerstreut oder in verschiedenen Combinationen gruppirt, und werden als »geschlossene Drüsenfollikel« bezeichnet. Am Anfange der Darmwand bilden Gruppen solcher Gebilde die bereits oben (S. 780) erwähnten Tonsillen, und auf einzelnen Stellen der Schleimhaut des Mitteldarms dichter bei einander stehend, bilden sie die sogenannten »Peyerschen Drüsen«, die bereits bei Reptilien vorkommen, aber erst bei Säugethieren eine grössere Verbreitung besitzen.

Die Vereinigung einer grösseren Anzahl solcher einzelnen Follikel stellt grössere Gebilde, die Lymphdrüsen, vor, die gleichfalls in die Bahnen der Lymphe eingebettet erscheinen, und ihr Vorkommen an den verschiedensten Körperstellen besitzen können. Bei Fischen, Amphibien und Reptilien werden die eigentlichen Lymphdrüsen noch vermisst und nur beim Crocodil ist eine im Mesenterium gelagerte (Mesenterialdrüse) beobachtet. Auch den Vögeln scheinen sie nur in beschränkter Weise (am Halse) zuzukommen, und erst bei den Säugethieren treten sie allgemeiner auf, sowohl an dem chylusführenden Abschnitte des Lymphsystems im Mesenterium, als auch im übrigen Körper verbreitet. Bei einigen Säugethieren (z. B. Phoca, Canis, Delphinus) sind die Mesenterialdrüsen zu einer einzigen Masse, dem sog. Pancreas Aselli vereinigt.

Zu den lymphzellenerzeugenden Organen gehört auch die Milz, die in ihrem feineren Baue von den Lymphdrüsen nur dadurch verschieden ist, dass die in ihr gebildeten Lymphzellen direct in die Blutbahn übertreten. Der letztere Abschnitt wird durch ein zwischen ein- und austretende Gefässe eingeschaltetes feines Lacunensystem hergestellt, welches den grössten Theil der sogenannten Milzpulpa bildet.

Mit Ausnahme von Amphioxus und den Myxinoiden ist die Milz bei allen Wirbelthieren vorhanden und lagert stets in der Nachbarschaft des Magens, meist zunächst des Cardialsackes. Sie erscheint bald als ein längliches oder rundliches Organ von dunkelrother Farbe, zuweilen, wie z. B. bei manchen Selachiern, in eine Anzahl von kleineren Läppchen zerfallen, von denen auch sonst einzelne als Nebenmilzen mit dem grösseren Organe vorkommen.

In der Anordnung der Lymphgefässe der Fische ist das Vorkommen von Längsstämmen bemerkenswerth, die zwischen der Muskulatur verlaufen. Ein unpaarer Längsstamm verläuft median zwischen den beiderseitigen ventralen Seitenrumpfmuskeln und nimmt von den einzelnen Korpersegmenten Zweige auf. Zwei andere Längsstämme verlaufen je zwischen der dorsalen und ventralen Seitenrumpfmuskelmasse, vom R. lateralis nervi vagi begleitet. Auch in ihn münden von jedem Abschnitte her quere Gefässe ein. Ausserdem finden sich noch Längsstämme im Rückgratcanal. Die subcutan verlaufenden Lympfgefässe sind zuweilen mit dem sensoriellen Canalsysteme der Haut verwechselt worden. Sinusartige Erweiterungen sind ausser jenen in der Leibeshöhle an der Basis der Brustflossen vorhanden. Auch an den Seitenlängsstämmen ist ein Sinus beobachtet und zwar an der Einmündestelle in die Caudalvene (s. Agassiz u. Vogt, Anat. des Salmones, ebenso Hyrtl, A. A. Ph. 1843). An ähnlicher Stelle ist beim Aal ein pulsirender, kleine Lymphgefässtämmchen aufnehmender Sack beobachtet, der gleichfalls in die Caudalvene mündet und als Lymphherz anzusehen ist. Ueber die Lymphgefässe der Fische s. Monro (l. c.), Hewson, Philos. Transact. 1769. Ferner Fohmann, Das Saugadersystem der Wirbelthiere. I. Heidelberg 1827.

Was die Lymphherzen der *Amphibien* und *Reptilien* betrifft, so lagern die vorderen bei Fröschen auf den Querfortsätzen des dritten Wirbels, die hinteren hinter den Darmbeinen, bei den Schildkrötenot was vom letzteren Knochen nach hinten zu entfernt, unter den hintersten medianen Knochenschilden des Hautskelets. Ihre Muskulatur ist quergestreift. Ebenso verhalten sich auch die Lymphherzen der *Vögel*, bei denen der Binnenraum noch vom Muskelbalken, zuweilen auch von bindegewebigen Strängen durchsetzt wird. Schwach ist die Muskulatur bei Stelz- und Schwimmvögeln, bei manchen, z. B. der Gans, dem Schwan, nur ganz gering entwickelt, so dass daraus ein Uebergang zu den einfachen, nicht contractilen Sinussen der anderen Vögel sich ergibt. Die Verbindung der Lymphherzen der Vögel findet mit den seitlichen Schwanzvenen statt. Ihre Lagerung trifft sich meist unter dem oberen Steissmuskel, der sie mehr oder minder vollständig bedeckt, oder sie liegen mehr seitlich und dann nur von Fett umhüllt (wie bei Ciconia, Larus). An allen wirklichen Lymphherzen besteht ein Apparat von Klappen.

Ueber die Lymphgefässe der Amphibien und Reptilien s. Panizza, Sopra il sistema linfatico dei rettili. Pavia 1833. J. Müller, A. A. Ph. 1834. S. 296. Ed. Weber, A. A. Ph. 1835. S. 535. J. Müller (Lymphh. d. Schildkroten), Abh. d. Berl. Acad. 1839. Rusconi, Riflessioni sopra il syst. linfatico dei Rettili. Pavia 1845. J. Meyer, Systema amphib. lymphat. disquisitionibus novis examinat. Berol. 1845.

Bezügl. der *Vögel* ausser Fohmann, Lauth, Ann. sc. nat. 1824. Stannius, A. A. Ph. 1843. Hinsichtlich der Lymphgefässe der *Säugethiere* s. Panizza, Osservationi antropo-zootomico-fisiologiche. Pavia 1830.

Ausser den von Leydig (A. A. Ph. 1854. S. 323) entdeckten follicularen Einlagerungen in die Lymphbahnen von *Fischen* kommen diesen noch manche andere, den Lymphdrusen zuzurechnende Organe zu, von denen hier nur der drüsigen Masse Erwähnung geschehen soll, welche die Herzkammer der Störe bedeckt, und gleichfalls von Leydig (Untersuchungen S. 23) als ein Lymphzellen erzeugender Apparat nachgewiesen wurde. Bezügl. der andern Organe s. dessen Lehrb. der

Histologie. S. 422. Eine der Bildung des Pancreas Aselli ähnliche Vereinigung sämmtlicher Mesenterialdrüsen des Mitteldarms zu einer einzigen langgestreckten Drüsenmasse finde ich bei Antilopen. Ueber den Bau der Lymphdrüsen der Säugethiere s. Frey, Untersuchungen. Leipzig 1861.

Im Baue der Milz bietet sich für die wesentlichen Verhältnisse grosse Uebereinstimmung bei allen Wirbelthieren dar. Bei allen sendet die Kapsel Scheidewände nach innen, die ein Balkenwerk darstellen. Sowohl in der Kapsel als in den Balken besitzen Reptilien, Vögel und Säugethiere contractile Elemente. Bei den Schlangen und Eidechsen begrenzen die von der Kapsel ausgehenden Scheidewände kuglige Follikel, in deren bindegewebigem Gerüste Lymphzellen gehäuft sind. Sie stimmen mit den Follikeln der Lymphdrüsen überein. Bei den übrigen Wirbelthieren sind solche Lymphfollikel mit der Arterienscheide verbunden, und stellen an diesen entweder cylindrische oder rundliche Anschwellungen dar. Was das Verhalten der Blutgefässe betrifft, so gehen aus den Arterien Capillaren hervor, die sich in ein lacunäres Hohlvenensystem auflösen, indem die Capillarwand durchbrochen wird und in ein feines Balkenwerk übergeht, dessen unter einander zusammenhangende Interstitien einen Abschnitt der Bluthahn bilden. Diese stellt den grössten Theil der zwischen den Milzbalken befindlichen sogenannten Pulpa vor und enthält gleichfalls Lymphzellen, die auch hier eine Bildungsstätte besitzen. Indem die Follikelwand bei Schlangen und Eidechsen, und die Wand des Arterienscheidenparenchyms bei den übrigen Wirbelthieren gegen diesen intermediären Abschnitt der Blutbahn nicht völlig abgeschlossen ist, gelangen auch die dort entstandenen Lymphzellen in die Blutbahn, aus der die Anfänge der Venen sich sammeln. Dies geschieht auf ähnliche Weise wie die Capillaren sich auflösten. Bezüglich näherer Angaben siehe vorzuglich W. Müller, Ueber den feineren Bau der Milz. Leipzig u. Heidelberg 1865.

Excretionsorgane und Organe der Fortpflanzung.

§ 250.

Die Verbindung der Organe der Excretion und der Fortpflanzung zu einem, theilweise schon in der Anlage, wenigstens in den Ausführwegen einheitlichen Apparate, ist eine Eigenthümlichkeit der Organisation der Wirbelthiere, welche bereits bei niederen Typen sich vorfand. Unter den Würmern sind die excretorischen Organe (Schleifencanäle) nicht selten zugleich Ausführwege der Zeugungsstoffe, so dass also auch hier die Verbindung von beiderlei Organen, wenn auch vorläufig nur in functioneller Beziehung sich vorfindet. (Vergl. oben S. 290. 294. 298.) Von da ist ein Schritt bis zur anatomischen Vereinigung, welche wohl erst in den differenzirten Formzuständen der Wirbelthiere erworben ist. Die Gründe dieser Auffassungsweise liegen theils in dem Verhalten der Entwickelung, theils in den Zuständen der niedersten Wirbelthiere. Beiderlei Organsysteme haben, soweit sie bei *Amphioxus* untersucht sind, keinen Zusammenhang erkennen lassen, und ebenso wenig besteht er bei den *Cyclostomen*. Dagegen ist in den höheren Abtheilungen jener Zustand der Verbindung eingetreten, und zwar in verschiedenen Graden ausgebildet.

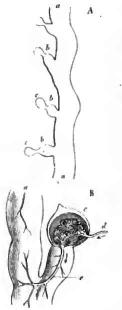
Die bei den Wirbelthieren überall durchgeführte geschlechtliche Differenzirung verbindet sich hin und wieder mit Anklängen an eine Vereinigung

beider Geschlechtsapparate in einem Individuum. Diese ist sowohl in den Anlagen der Geschlechtsorgane ausgedrückt, wie sie auch in dem Verhalten der differenzirten Keimdrüsen in einigen seltenen Fällen bemerkbar wird.

Da wir bei Amphioxus und den Cyclostomen Verhältnisse antreffen, welche nicht sowohl direct in die definitiven Einrichtungen der höheren Wirbelthiere hinüberführen, als vielmehr zu den indifferenten Aulagen derselben, müssen erstere zuerst vorgeführt werden.

In Uebereinstimmung mit vielen Wirbellosen (namentlich Würmern) trifft man bei Amphioxus die nur durch ihre Producte unterschiedenen Keimdrüsen an der Wandung der Leibeshöhle gelagert, und ohne besondere Ausführwege, so dass die Zeugungsstoffe in die Leibeshöhle, und von da durch eine Oeffnung der letzteren nach aussen entleert werden. Ausführwege fehlen auch den Cyclostomen, deren Keimdrüsen bald in eine freie Mesenterialfalte eingebettet (Myxinoiden), bald dicht an die Dorsalwand des Leibeshöhle geheftet sind (Petromyzonten). Die Ausfuhr geschieht wieder durch einen Porus (P. genitalis) der Leibeshöhle.

Fig. 304.



Bezüglich der bei den Cyclostomen genauer erkannten Harnorgane ergeben die Myxinoiden die einfachsten Verhältnisse. Jederseits nimmt bei Bdellostoma ein langgestreckter Canal (Harnleiter) (Fig. 304. *A B a*) von Strecke zu Strecke lateral verlaufende kurze Quercanälchen (*b*) auf, deren blindes, durch eine Einschnürung abgesetztes Ende (*c*) einen Blutgefässknäuel (Glomerulus) (Fig. 304. *B*) einschliesst. In voluminöserer Weise, allein mit ganz ähnlichem Verhalten der Harncanälchen, zeigen sich die Nieren der Petromyzonten, die längs des hinteren Drittels der Leibeshöhle gelagert sind. Bei beiden Abtheilungen tritt der lateral verlaufende Harnleiter zum Bauchporus, bei den Petromyzonten nachdem er sich mit dem anderseitigen zu einem unpaaren weiteren Abschnitte verbunden hat.

Insofern das Verhalten bei den Cyclostomen eine gänzliche Trennung des Harn- und Geschlechtsapparates vorstellt, knüpfen sich daran die embryonalen Zustände der anderen Wirbelthiere. Bei allen erscheint ein solches Organ in sehr frühen Entwickelungsstadien, aber nur bei einem Theile bleibt es in seinem ursprünglichen, ererbten Verhalten fortbestehen, und

Fig. 304. *A* Ein Theil der Niere von *Bdellostoma*. *a* Harnleiter. *b* Harncanälchen. *c* Terminale Kapsel. *B* Ein Stück davon stärker vergrossert. *a*, *c* wie vorhin. In *c* ein Glomerulus, in welchen eine Arterie *d* eintritt, während eine austretende *e* sich auf Harncanälchen und Harnleiter verzweigt. (Nach J. Müller.)

fungirt, wenigstens mit seinem grössten Theile als Excretionsorgan, als Niere. Bei den höheren Wirbelthieren beschränkt sich diese Bedeutung nur auf frühe embryonale Zustände, indem sich aus ihm ein neues Organ sondert, welches die Rolle des ersteren für den sich ausbildenden Organismus übernimmt. Das erstere Drüsenorgan übernimmt dabei entweder andere Functionen, und bleibt dadurch mit vielfachen Modificationen wenigstens theilweise anatomisch erhalten, oder es geht zu Grunde und nur aus ihm gesonderte Gebilde bestehen fort.

Wir haben also zweierlei Excretionsorgane zu unterscheiden, und bezeichnen das zuerst auftretende, den niederen Wirbelthieren ausschliesslich, den höheren nur vorübergehend zukommende als Primordial- oder Urniere, im Gegensatze zu dem aus ihm gesonderten Excretionsorgane der höheren Wirbelthiere, der Niere.

Jene Urniere besteht aus einer Anzahl querverlaufender, aus dem Ausführgange (Urnierengang) gesprosster Canälchen, die, wie es vorhin für die einfachste Form bei Myxinoiden beschrieben ward, mit einer einen Blutgefässknäuel bergenden Kapsel beginnen, und in den lateral verlaufenden Ausführgang sich fortsetzen. Die Urnieren erstrecken sich zu beiden Seiten der Wirbelsäule gelagert, durch einen grossen Theil der Leibeshöhle, und erfahren erst mit dem Auftreten der bleibenden Niere eine Rückbildung und Umwandlung. Der vordere Abschnitt (in Fig. 305. A) des Ausführganges erlangt einige Selbständigkeit, und kann sich vom hinteren derart sondern, dass er in demselben Maasse als die Harncanälchen in den hinteren Abschnitt sich ververeinigen, ausser Beziehung zur Urniere tritt (Fig. 305. B) und entweder nur mit dem letzten die Harncanälchen aufnehmenden Abschnitte sich vereinigt, oder sogar selbständig ausmündet. Durch diesen Differenzirungsvorgang entstehen aus dem ursprünglich einfachen Canale zwei mehr oder minder von einander getrennte, davon einer als Urnierengang (*ug'*) sich verhält, indess der andere wie eine neue Bildung sich darstellt. Der letztere verläuft dann auf der Urniere nächst ihrem Ausführgange, als ein strangartiges Gebilde (Fig. 305. *C. m*), welches vorne meist die Urniere überragt, und dort mit einer Verdickung endet. Dieser auch in bleibendem Zustande durch verschiedene Stadien repräsentirte Sonderungsvorgang macht sich bei den höheren Wirbelthieren derart, dass aus dem

Fig. 305.

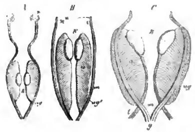


Fig. 305. Urnieren mit der Anlage des Geschlechtsapparates. *A* von Amphibienlarven (Frosch). *B* späterer Zustand. *C* von einem Säugethier (Rindsembryo). *k* Anlage der Keimdrüse. *ug* Primitiver Urnierengang, vorne bei *x* mit einem vorderen Abschnitte der Urniere in Verbindung stehend. Dieser bildet in *B* und *C* den Müller'schen Gang *m*, während ein secundärer Urnierengang *ug'* in *B* und *C* entstanden ist. *g* Genitalstrang.

Urnierengange sehr frühzeitig ein Strang sich differenzirt, der allmählich in einen Canal sich umwandelt. Man bezeichnet ihn als **Müller**'schen Gang.

Demnach sind drei Canäle auseinander zu halten: 1) der primitive Urnierengang, 2) der secundäre Urnierengang, 3) der Müller'sche Gang. Da die beiden letzten Differenzirungen des ersten sind, schliessen sie sich in ihrem Vorkommen gegenseitig aus.

An der medianen Seite der Urnieren entstehen die **Keimdrüsen**, für beide Geschlechter auf übereinstimmende Art, und bleiben längere Zeit in gleichem Verhalten.

Die beiden Müller'schen Gänge sowie die Ausführgänge der Urnieren bieten bezüglich ihrer Mündungsverhältnisse ein für die einzelnen Abtheilungen ziemlich differentes Verhalten. Im Allgemeinen kann hier erwähnt werden, dass die Urnierengänge in das Endstück des primitiven Darmrohrs münden (Selachier, Amphibien, Reptilien, Vögel), oder in ein von der Wand jener Darmanlage entstandenes Gebilde, die Allantois. Aehnlich verhalten sich die Mündungen der Müller'schen Gänge.

Sowohl an dem Drüsenapparate der Urniere, wie an den Urnierengängen und Müller'schen Gängen treten zahlreiche Differenzirungen auf, durch welche die allgemeine Einrichtung in den einzelnen Abtheilungen charakteristische Gestaltungen gewinnt. Die allen mit dieser Anlage ausgestatteten Wirbelthieren gemeinsame Veränderung ist die Differenzirung der Keimdrüsen, die je nach den Individuen bald zu Hoden, bald zu Ovarien werden, und dieser Erscheinung entsprechend gehen auch die übrigen Theile Veränderungen ein, werden theils zu Ausführwegen der Geschlechtsproducte umgestaltet, theils erleiden sie eine gänzliche Rückbildung. So ist also die Anlage für beide Geschlechter in einem Individuum vereinigt, und es besteht ein Stadium der Indifferenz; aus beidem kann vielleicht erschlossen werden, dass die hier nur in der Anlage vorhandenen Theile einmal auch neben einander fungirten, dass also hermaphroditische Einrichtungen auch bei den Wirbelthieren den ersten Zustand des Geschlechtsapparates vorstellten.

Die Einrichtung des primitiven Harn- und Geschlechtsapparates der Wirbelthiere ergibt einige Anhaltspuncte zur Vergleichung mit den bei niederen Abtheilungen, vorzüglich bei Würmern, bestehenden Verhältnissen. Als einfachstes Schema können wir für erstere jederseits einen Canal annehmen (den Urnierengang), der an seiner Wandung excretorische Röhrchen sprossen lässt. Die Beziehung dieses Urnierenganges zu den Keimblättern ist noch unsicher, doch weisen die meisten Angaben darauf hin, dass er nicht aus dem das primitive Integument vorstellenden äusseren Keimblatt, dem Hornblatte, hervorgeht. Wenn er auch nicht aus diesem sich bildet, so nimmt er anfänglich dicht unter ihm liegend eine oberflächliche Lage ein, die an die Lage der Excretionsorgane mancher Würmer (Nematoden) erinnert, und von der aus die Wanderung in die Leibeshöhle allmählich vor sich geht. Der Canal öffnet sich vorne bei einem Theile (manchen Amphibien) in beiden Geschlechtern in die Leibeshöhle. Bei erster Betrachtung erscheint es sehr zweifelhaft, ob eine solche, einmal thatsächliche vordere Oeffnung des Urnierenganges als primärer oder secundärer Zustand zu beurtheilen sei, zumal sie nur bei Einigen erkannt ist, allein eine von M. Schultze (Entwickelungsgesch. d. Petromyzon Planeri 1856. S. 30) angeführte Beobachtung vom Vorkommen wimpernder, rinnenartiger Organe bei jungen Cyclostomen, an derselben Stelle, wo bei den Amphibien der vordere

Knäuel der Urniere liegt, deutet auf eine am Vorderende des Urnierenganges in sehr frühen Zuständen bestehende Complication, die auf offene Mündungen bezogen werden kann. Genauere Prüfungen dieses Verhaltens müssen den Nachweis liefern, ob jene Vermuthung richtig ist. Sollte sie sich rechtfertigen, so wäre eine bedeutungsvolle Uebereinstimmung mit den Schleifencanälen der Würmer gefunden, und wir hätten hier wie dort mit inneren Mündungen beginnende Canäle, welche an ihrer Wandung einen excretorischen Apparat tragen, und neben anderen, vielleicht auf Regulirung einer Wassereinfuhr etc. gerichteten Functionen, auch solche zu den Generationsorganen besitzen, indem sie Ausführwege der Geschlechtsproducte herstellen. Als bedeutendste Verschiedenheit ergibt sich ihr Verhalten zum Gesammtorganismus. Im gegliederten Körper der Würmer wiederholen sie sich für die einzelnen Metameren, während sie im Organismus der Wirbelthiere jederseits einheitlich bleiben, und der hier bestehenden Metamerenbildung nur durch Längsstreckung und durch Wiederholung der seitlichen excretorischen Schläuche (die die Masse der Urnieren zusammensetzen) angepasst sind. — Zu einer weiteren Ausführung der Vergleichung bedarf es vor Allem noch zu sehr der anatomischen Untersuchung jenes ersten Verhaltens der Urnierengänge, als dass hier über die gegebene Anregung hinausgegangen werden dürfte.

Die Keimdrüsen der Wirbelthiere gehen, soviel bis jetzt bekannt, aus der gleichen Embryonalanlage hervor, welcher der Urnierengang entstammte, wenigstens scheint die Bildung ihres drüsigen Gewebes mittelbar vom Urnierengange ableitbar. Jedenfalls aber bedürfen diese Verhältnisse neuer Untersuchung, da die hierüber bestehenden Angaben unter einander nicht vereinbar sind.

Die Producte der Keimdrüsen schliessen sich an die bei vielen Wirbellosen bestehenden Verhältnisse. Für die Ovarien ist wenigstens bei Säugethieren eine auf drusigen Bau deutende früheste Structur bekannt, indem hier eine Wucherung von Zellen erfolgt, welche im Eierstock liegende Schläuche zusammensetzt. Aus diesen Eierstockschläuchen bilden sich Gruppen von Zellen, welche die Anlage der Eifollikel vorstellen. Solche Eifollikel sind eine für alle Wirbelthiere nachweisbare Einrichtung, und die in den einzelnen Abtheilungen bestehenden Verschiedenheiten lassen sich von einer und derselben Grundform ableiten. Die Lagerung der Follikel in Reihen ist im embryonalen Ovarium von Reptilien (Lacerta) sehr deutlich wahrzunehmen. Die Anordnung ist derart, dass eine Spiraltour gebildet wird. Die einzelnen Abschnitte derselben zeigen eine Anzahl von Eifollikeln auf gleicher Entwickelungsstufe, aber so, dass die Tour mit älteren beginnt und mit den jüngsten abschliesst. Die auf gleicher Stufe befindlichen, je einen Abschnitt der gesammten Reihe ausmachenden Eifollikel verhalten sich auch später so und kommen gleichzeitig zur Reife.

Bezüglich des Baues der Eifollikel ist Folgendes hervorzuheben: Der Follikel besteht anfänglich aus einer Gruppe indifferenter, ins Bindegewebe des Ovarialstroma eingebetteter Zellen. Eine centrale Zelle wird grösser als die andern, von denen sie umgeben wird. Sie bildet das Ei, indess die andern unter Vermehrung eine Epithellage um dasselbe, das Follikelepithel, herstellen. Das umlagernde Bindegewebe stellt mit dem Wachsthume des Follikels eine Art von Follikelmembran vor, ohne jedoch vom Uebrigen sich je scharf zu sondern. Bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln besteht die wesentlichste Veränderung in einer durch das Wachsthum des Eies bedingten Volumszunahme des Follikels. Das Follikelepithel bleibt als einfache Zellschichte unter Vermehrung seiner Elemente bestehen. Gegen die Faserhaut des Follikels scheidet sich eine besonders bei Vögeln sehr mächtig werdende Cuticularmembran ab. Anders verhalten sich die Eifollikel der Säugethiere. Hier vermehren sich die Zellen des

Follikelepithels so bedeutend, dass sie eine mehrfache Schichte herstellen. Der Follikel wächst, ohne dass die Eizelle in gleichem Maasstabe zunimmt. Von einer mehrfachen Zellschichte umgeben, bleibt das Ei mit dem fortschreitenden Follikelwachsthum an der Wand des Follikels liegen, in welchem ein mit Flüssigkeit sich füllender Raum entsteht. Der so veränderte Follikel (GRAAF'sches Bläschen) wächst nunmehr vorwiegend durch Vermehrung seines flüssigen Inhaltes. An der Follikelwand lagert die aus der einfachen Epithellage hervorgegangene mehrfache Schichte von Zellen (Membrana granulosa), die an einer Stelle, da wo das Ei in sie eingebettet ist, einen nach innen ragenden Hügel (Cumulus proligerus) bildet.

Auch die Eizelle erleidet Veränderungen. Ihr Protoplasma lässt Körnchen auftreten und trübt sich dadurch. Unter Zunahme dieser Körnchen bildet es den Dotter. Eine an der Peripherie abgeschiedene Substanzschichte bildet eine Umhüllung der Eizelle (Dotterhaut). Mit der Volumszunahme des Eies wächst auch der Kern der Eizelle und wird als Keimbläschen bezeichnet. In ihm auftretende Gebilde von sehr verschiedener Genese stellen die sogenannten Keimflecke vor. Relativ am kleinsten bleibt die Eizelle der Säugethiere, grösser wird sie bei Cyclostomen, Teleostiern, Ganoiden und Amphibien. Bei Einigen der letzteren (Salamandra) wird sie sogar bedeutenden Umfangs. Die bei den Säugethieren nur durch Grösse verschiedenen Formbestandtheile des Dotters (Dotterkörnchen) können wieder besondere Richtungen der Differenzirung einschlagen; sie bilden bei Fischen und Amphibien Plättchen oder Täfelchen. Im Ei der Selachier und Chimären wie der Reptilien und Vögel treffen sich an den im Protoplasma der Eizelle entstehenden Dotterelementen noch bedeutendere Veränderungen. Aus den Dotterkörnchen werden grössere Plättchen oder auch Bläschen, deren Inhalt wieder aus kleineren Bläschen besteht. Zugleich trifft sich hier eine Sonderung dieser die grösste Masse des voluminösen Dotters ausmachenden Gebilde in zweierlei Theile, die bei Vögeln genauer bekannt sind. Die eine Form der Dottersubstanz findet sich in der Nähe des bei Volumszunahme des Eies peripherisch gelagerten Keimbläschens, erscheint weisslich, und wird als Bildungsdotter bezeichnet. Die andere stellt die gelbe Dottermasse vor und wird als Nahrungsdotter unterschieden (REICHERT). Beide Substanzen werden durch verschiedene Formzustände der Dotterelemente gebildet, beide sind Differenzirungen der primitiven Dotterkörnchen. Die bläschenartige Beschaffenheit dieser Dotterelemente war Anlass, sie als Zellen anzusehen und so das Ei der Vögel etc. als einen Zellencomplex zu deuten. Auch Verwechselungen der Dotterelemente mit dem Follikelepithel sind bei derartigen Deutungen im Spiele gewesen, so dass man das Ei der Vögel als dem Eifollikel der Säugethiere entsprechend ansah (ALLEN THOMSON, H. MECKEL). Die bedeutende Grösse des Eies der vorgenannten Thiere mochte der Vorstellung, darin dieselben Gebilde zu sehen wie in den Eiern der Teleostier, Amphibien und Säugethiere, am meisten in den Weg treten, allein die Thatsachen der Genese jener Eier machen jene Vorstellung unabweisbar, und lassen die mannichfaltigen Zustände der festen Dotterbestandtheile nur als Umbildungen des Zelleninhaltes, als Differenzirungen aus dem Protoplasma der primitiven Eizelle erscheinen. Auch mit sogenannten »endogenen« Zellbildungen haben sie nichts zu thun. Vergl. hierüber meine Untersuchungen im A. A. Ph. 1861. S. 491, welche ich mehrfachen gegnerischen Angaben gegenüber in allem Wesentlichen aufrechterhalten muss. (Ueber den Bau des Eierstocks der Säugethiere SCHRÖN, Z. Z. S. 409.)

Die Formelemente des Sperma stellen bei allen Wirbelthieren bewegliche Fäden vor, die von einem verschieden gestalteten dickern Theile, dem sogenannten Köpfchen ausgehen. Dieser Theil ist bald scheibenförmig oder elliptisch, wie bei vielen Säugethieren und Fischen, oder er ist langgestreckt, bei Selachiern, Amphibien, Vögeln. Bei letzteren häufig korkzieherartig gewunden. Eine undulirende Membran zeichnet die Samenfäden der Salamandrinen und des Bombinator aus.

Harnorgane.

§ 251.

Die vorhin unterschiedenen Zustände des excretorischen Apparates vertheilen sich derart, dass der eine, die Urniere vorstellende, bei den Anamnia eine dauernde Rolle spielt, während er bei den Amnioten nur während früher Embryonalperioden als Niere fungirt.

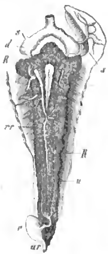
Bezüglich der Urnieren sind die genauen Verhältnisse nur bei Amphibien und den Amnioten bekannt geworden, und für die Fische bestehen nur Thatsachen für einzelne Abtheilungen, aus denen jedoch die Existenz dieser Organe sicher hervorgeht. Die bereits im vorigen Paragraph für die Cyclostomen gegebene Darstellung der Nieren ist hier anzuschliessen. Auch sie gehören der Reihe der Urnierenbildungen an. Nach dem für die Fische (Teleostier) Bekannten findet sich die erste Bildung dieses Organs in einem bis weit nach vorne nahe am Kopfe zu beiden Seiten der Wirbelsäule verlaufenden Canal, dem Urnierengang, dessen vorderes Ende knäuelförmig gewunden ist. Der grössere Theil der Urniere entsteht dann durch Sprossung vom hinteren Theile des Urnierenganges. Der vordere, wie es nach einigen Angaben scheint, auch durch eine Gruppe von Blinddärmchen vorgestellte Abschnitt, muss einer älteren Organformation angehören, da er nicht nur zuerst aus dem Urnierengange entsteht, sondern auch in der Regel eine provisorische Bedeutung besitzt, indess der hintere, bei weitem voluminösere Theil das persistente Excretionsorgan der Anamnia vorstellt.

Die somit aus der primordialen Niere gebildeten bleibenden Nieren der *Fische* bilden bei ihrer weiteren Differenzirung, den unter den Cyclostomen bei Bdellostoma bestehenden einfachsten Zustand überschreitend, compacte Drüsenorgane, die auf verschieden grossen Strecken unterhalb der Wirbelsäule, vom Bauchfelle überkleidet, sich hinziehen. Sie erstrecken sich bald längs der ganzen Leibeshöhle, bald beschränken sie sich auf den mittleren oder hinteren Abschnitt. In einigen Fällen ragen sie bei Teleostiern in den Caudalcanal (z. B. bei Gadiden). Eine Sonderung in Lappen wird meist nur durch voluminösere Entwickelung einzelner Abschnitte (Fig. 306. *R. R*) ausgedrückt, auch durch Bildung von Windungen, oder durch Einschnitte angedeutet. Die Ausführwege (Ureteren) verlaufen bei den Selachiern mehr am Innenrande, bei Teleostiern auch an der vorderen Fläche. Sie treten mit einem gemeinsamen Gang, bei Selachiern und Ganoiden in Verbindung mit dem Ausführgang der männlichen Geschlechtsorgane, zur hinteren Wand der Cloake. Bei den Teleostiern findet gleichfalls eine Vereinigung beider Ureteren (Fig. 306. *u*). zu einem unpaaren Abschnitte statt. Dieser mündet aber unter oder hinter der Geschlechtsöffnung, oder mit der letzteren, immer jedoch hinter der Analöffnung aus.

Die Ausführwege der Nieren zeigen an verschiedenen Stellen manchmal beträchtliche Erweiterungen, die man als Harnblasen betrachtet hat. Solche Erweiterungen kommen entweder jedem Harnleiter für sich zu (Selachier),

oder es entsteht die blasenartige Erweiterung an der Vereinigungsstelle, oder sogar eine Strecke davon entfernt am gemeinsamen Abschnitte (Fig. 306. v), wie bei Chimären und manchen Teleostiern. Endlich kann auch der erweiterte gemeinsame Abschnitt in zwei durch Erweiterungen der Ureteren gebildete Hörner auslaufen (Spatularia, Lepidosteus).

Fig. 306.



Bei den Urnieren der *Amphibien* erhält sich der vordere zuerst auftretende Theil nur unvollkommen, entweder verbindet er sich mit dem männlichen Geschlechtsapparate, oder er bleibt als ein Rudiment dem primitiven Urnierengange angeheftet. Der hintere Abschnitt bildet wieder den ansehnlichsten Theil, in Ausdehnung sehr wechselnd, in Lagerung der Niere der Fische gleichkommend. Wenn der vordere Abschnitt der Verbindung mit dem männlichen Geschlechtsapparate entbehrt, so ist der hintere in diese Beziehung getreten, und zeigt auch dadurch seine Zusammengehörigkeit zum vorderen an. Er erscheint entweder als eine zusammenhängende Masse oder ist bei gestreckterer Gestalt in eine Anzahl hinter einander gelegener Theile aufgelöst. Bezüglich der Ausführwege bestehen zwar sehr verschiedene, allein doch von einander ableitbare Verhältnisse. Alle Theile der Urniere münden anfänglich in den vom vordersten Abschnitte kommenden seitlich verlaufenden primitiven Urnierengang. Bei Manchen bleibt dieses Verhalten bestehen z. B. bei Proteus; indess bei Anderen die queren Ausführgänge sich unter einander vereinigen, um erst am Ende des Urnierenganges einzumünden. Aus der Vereinigung dieser Canäle geht ein neuer Canal, den ich oben als secundären Urnierengang bezeichnet habe, hervor. Der primäre Urnierengang geht dabei nicht zu Grunde, sondern wird zu Functionen des Geschlechtsapparates gezogen, von denen unten weiter die Rede sein wird.

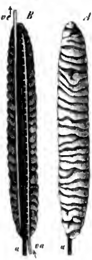
Die bei den Amnioten nur vorübergehend vorkommenden Urnieren bieten in ihrer Anlage die Verschiedenheit von jenen der Anamnia, dass der vorderste eine Zeit lang allein vorhandene Abschnitt nicht mehr gebildet wird. Nur der hintere grössere Abschnitt stellt hier das Ganze der Urniere vor, im Baue mit jenem übereinstimmend. Anfänglich in grösserer Ausdehnung durch die ganze Länge der Leibeshöhle vorhanden, erleidet die Urniere mit dem Auftreten der bleibenden Niere eine Rückbildung und ordnet sich theilweise dem Geschlechtsapparat unter (s. unten).

Fig. 306. Harnorgane von *Salmo fario*. *R* Nieren. *u* Ureteren. *v* Blasenartige Erweiterung der Vereinigung beider Ureteren. *ur* Ausführgang derselben. *rr* Cardinalvenen (Venae renales revehentes). *d* Ductus Cuvieri. *s* Vena subclavia. (Nach Hyrtl.)

Die bleibenden Nieren nehmen ihre Entwickelung von den Urnierengängen, indem sie nahe an der Einmündung derselben in die Cloake als eine Sprossung entstehen. Der so gebildete einfache Nierencanal wächst vorwärts und bildet mit seinem blinden Ende neue Wucherungen. Der vordere Abschnitt der schlauchförmigen Anlage gestaltet sich allmählich zur Niere, der hintere in den Darm einmündende wird zum Ureter. Bei den Reptilien und Vögeln beginnt mit der Differenzirung der Niere zugleich die völlige Trennung vom Urnierengange, indem das schon anfänglich sehr kurze gemeinsame Stück des Urnierenganges immer kürzer wird, bis endlich Urnierengang und Ureter getrennt in die Cloake münden. Anders dagegen gestalten sich diese Verhältnisse bei den Säugethieren. Für den feineren Bau der Niere stellt sich das Wesentliche des für die Urnieren angegebenen Verhaltens heraus. Für die Anordnung der Harncanälchen, sowie für die Gestaltung einzelner Abschnitte und deren Beziehungen zu den Ausführwegen ergeben sich beträchtliche Verschiedenheiten der einzelnen Abtheilungen.

In Lage und Ausdehnung bieten die Nieren der *Reptilien* und *Vögel* manche an die Fische sich anschliessende Verhältnisse dar. Sie liegen weit nach hinten, der Cloake benachbart, nur bei den Schlangen (Fig. 307) weiter davon entfernt, und zugleich mehr in die Länge gestreckt. Durch die Bildung von Windungen oder Lappen bietet ihre Form grössere Mannichfaltigkeit. Bei den Vögeln sind sie in die Vertiefungen zwischen den Querfortsätzen der Sacralwirbel eingebettet, und zerfallen meist in drei zuweilen mit einander verbundene Lappen, die je einen verschiedenen Umfang erreichen können. Die Ureteren (Fig. 307. *u*) sind meist am Innenrande der Nieren gelagert, von Stelle zu Stelle grössere Harncanäle aufnehmend (Schlangen, Schildkröten), oder sie werden vom Nierenparenchym umschlossen, um meist erst am Ende des Organs hervorzutreten (Saurier, Crocodile). Bei den Vögeln verlaufen sie zum grossen Theile ausserhalb der Niere. Bei Allen münden sie in Folge der oben erwähnten Trennung vom Urnierengange gesondert in die Cloake aus, oder in einen auch die Geschlechtswege aufnehmenden Sinus urogenitalis.

Fig. 307.



Blasenartige Erweiterungen fehlen, dagegen besteht bei Eidechsen und Schildkröten, ähnlich wie bei den Amphibien, eine von der vorderen Cloakenwand entspringende Blase, die als der Rest der ursprünglich umfänglicheren Allantois erscheint.

Die Nieren der *Säugethiere* bieten bei ihrer Entstehung dieselbe Anlage dar, wie bei den Reptilien und Vögeln, allein nach der Sonderung der Anlage vom Urnierengange rückt die, letzteren und die Nierenanlage umschliessende

Fig. 307. Niere von *Python bivittatus*. *A* von der Vorderfläche. *B* von der Hinterfläche. *u* Ureter. *va* Vena renalis advehens. *ve* Vena renalis revehens.

Falte von der dorsalen Beckenwand nach der ventralen zu, wo beide Falten an ihrem hinteren Ende sich unter einander zum sogenannten Genitalstrang verbinden. Dabei findet eine Lageveränderung des Nierencanals statt, indem derselbe, an der hinteren Wand des Urnierenganges entstanden, vor diesen zu liegen kommt, und die Verbindung mit letzterem aufgebend, entweder neben ihm in den Sinus urogenitalis (Monotremen) oder weiter davon entfernt in die Harnblase einmündet. Die am blinden Ende des Nierencanals entstehenden Nieren treten nach ihrer Differenzirung hinter die Urnieren, die sie allmählich an ihrem vorderen Rande überragen. Sie scheinen anfänglich eine glatte Oberfläche zu besitzen, welche mit der Sonderung des drüsigen Parenchyms in einzelne Lappen uneben wird. In jedem Lappen treten die Harncanälchen auf einem papillenartigen Vorsprunge zusammen, an welchen sich der gemeinsame Ausführgang des Lappens anschliesst. Er bildet die Nierenkelche, deren Vereinigung als Nierenbecken bezeichnet wird und den Ureter hervorgehen lässt. Die Zahl der bestehenden Lappen ist beträchtlich verschieden. Sehr zahlreich sind sie bei den Cetaceen, wo sie von einander gesondert bleiben (Fig. 313. r). Eine geringere Zahl gesonderter Lappen besitzen die Pinnipedier. Auch bei vielen Anderen bleiben die Lappen gesondert (Ursus, Lutra). Zumeist findet eine Verschmelzung der Lappen statt, wodurch die Nieren eine höckerige Oberfläche erhalten (z. B. Hyaena, Bos, Elephas). Dies ist bei Anderen ein gleichfalls vorübergehender Zustand, und mit völliger Verschmelzung der Corticalsubstanz der Lappen empfängt die Niere eine glatte Oberfläche, an der wohl noch einzelne Furchen die ursprüngliche Trennung in Lappen andeuten können. Im Innern der Niere dagegen erhält sich die Trennung mehr oder minder vollständig, und man findet die Zahl der ursprünglichen Lappen in den verschiedengradig verschmolzenen Papillen ausgedrückt (z. B. beim Menschen). Die Verschmelzung kann aber auch einen grossen Theil, oder sämmtliche Lappen betreffen, so dass eine viel geringere Zahl von Nierenpapillen besteht, die sogar in eine einzige zusammentreten können (Marsupiaten, Edentaten, Nagethiere, manche Carnivoren, z. B. Katze, Hund etc.).

Die aus dem Nierencanale gebildeten Ureteren senken sich nach ihrer Trennung vom Urnierengange anfänglich in den in der Bauchhöhle des Embryo verlaufenden, mit der primitiven Beckendarmhöhle verbundenen Abschnitt der Allantois ein (Urachus). Dieser bildet sich allmählich in ein spindelförmig erweitertes Organ um, die Harnblase, während die Fortsetzung des Urachus zum Nabel und von da in den Nabelstrang obliterirt. Ersterer Abschnitt bildet das Ligamentum vesico-umbilicale medium. Die ursprüngliche Gestalt der Harnblase erleidet allmählich bedeutendere Verschiedenheiten, aus welchen zugleich Differenzen in den Einmündungsverhältnissen der Ureteren entspringen. So öffnen sich die Ureteren bei vielen Nagern weit oben an der hinteren Blasenwand. Auch in der Lagerung treten Modificationen ein, denn während die Harnblase anfänglich sich durch einen Theil der Bauchhöhle erstreckt, rückt sie mit der Ausbildung der aus letzterer sich fortsetzenden Beckenhöhle in diese hinab.

Ueber die Entwickelung der Urnieren und der Nieren s. REMAK (op. cit.), RATHKE (Natter), BISCHOFF (Kaninchen, Hund); von den älteren Schriften: J. MÜLLER, Bildungsgeschichte der Genitalien. Düsseldorf 1830. JACOBSON, Die Okenschen Körper. Kopenhagen 1830. Ferner RATHKE, Abhandl. z. Bildungs- u. Entwickelungsgesch. I. u. Die erste Bildung der Urnieren der *Fische* ist von REICHERT nachgewiesen worden (A. A. Ph. 1856. S. 125), vollständiger von ROSENBERG, Untersuchungen über die Entwickelung der Teleostierniere. Diss. Dorpat 1867. Ueber die Sonderung des Nierencanals vom Urnierengang s. KUPFER, Arch. f. mikrosk. Anat. I. S. 233. II. S. 473. Bezüglich der mannichfaltigen Formzustände der Nieren der Teleostier s. GOTTSCHE in Fror. Not. 1834. N. 838. STEENSTRA-TOUSSAINT, De system. uropoet. pisc. Lugd. Batav. 1835. HYRTL, das uropoetische System der Knochenfische. W. Denkschr. II. 1850. — Bezüglich der Nieren der Amphibien s. Geschlechtsorgane.

Die Lappenbildung der Niere der Reptilien geht nur selten durch die ganze Masse der Niere hindurch. Bei den Vögeln bilden die Nieren eine zusammenhängende Masse bei Sitta, und auch bei vielen Singvögeln ist eine Theilung sehr undeutlich.

Bezüglich des feineren Baues der Nieren ist das bereits für die Urnieren Angeführte gültig. Erweiterte Enden der Harncanäle nehmen ein arterielles, ein Gefässknäuel vorstellendes Wundernetz auf, und bilden mit diesem die sogenannten Malpighi'schen Körperchen der Niere. In den Canälchen der Urnieren sind Cilien nachgewiesen. Sie erstrecken sich bis zu der den Glomerulus aufnehmenden Kapsel. Ueber die Anordnung und die Verlaufsverhältnisse der Harncanälchen vergl. J. MÜLLER, De glandul. secern. struct., ferner die histologischen Handbücher; s. auch HÜFNER, zur vergleichenden Anat. d. Harncanälchen. Diss. Leipzig 1866.

Das Vorkommen eines sich rückbildenden Drüsenorgans bei Fischen, welches REICHERT als Urniere angesprochen hat, ist kein Hinderniss für die oben vorgetragene Deutung, die sich an ältere Auffassungen anschliesst. Jene Drüsenschläuche entsprechen nur dem vorderen Abschnitte der Urniere der Amphibien der gleichfalls nicht constant erhalten bleibt. Der hintere, von ROSENBERG für Teleostier nachgewiesene Abschnitt, den man eine Zeit lang auch bei Amphibien der bleibenden Niere für homolog hielt, indem man nur jenes Drüsenknäuel als Urniere auffasste, kommt wie es scheint bei den Amnioten allein zur Entwickelung. Wenn man also die Bezeichnung »Wolff'scher Körper« auf die Urniere anwendet, so darf dies nicht in exclusiver Weise für den nur Fischen und Amphibien zukommenden vorderen Abschnitt geschehen, da WOLFF gerade diesen Theil der Urniere gar nicht gekannt hat.

Geschlechtsorgane.

§ 252.

Von den Veränderungen, welche die Anlage des Geschlechtsapparates eingeht, ist die Differenzirung der Keimdrüsen in eiererzeugende und samenbereitende Organe die wichtigste, und grössere Complicationen treten erst mit der Bildung von Ausführwegen auf. Für diese liefert die Urniere mit dem Urnierengange das Substrat, und an diesem vollziehen sich mehrfache Umwandlungen. Auch hier stellen sich die Cyclostomen und Leptocardier den übrigen Wirbelthieren gegenüber, indem bei ihnen die Urnieren allen Beziehungen zum Geschlechtsapparate fremd bleiben. Es ist nicht unmöglich, dass dieses Verhalten auch bei anderen Fischen, nämlich den Teleostiern,

durch Stehenbleiben der bezüglichen Organe auf einer embryonalen Stufe wiederholt wird, allein es bestehen neben dem Mangel eines positiven Nachweises für diese Annahme noch Gründe, in jenem Verhalten eine wirkliche Rückbildung zu erkennen, so dass wir den Teleostiern bei der Betrachtung des Geschlechtsapparates eine andere Stelle anweisen müssen.

Bei den *Selachiern* treffen wir zwar eine vollkommnere und dadurch sich höher stellende Bildung des Genitalapparates als bei Ganoiden und Teleostiern, allein die bei diesen vorkommenden Einrichtungen erscheinen vielmehr als Reductionen, und gestatten daher eine Unterordnung. An die Selachier reihen sich die Chimären und Dipnoi an.

Die in der Regel paarigen und symmetrisch angeordneten Ovarien liegen vor der Wirbelsäule durch Peritonäalduplicaturen befestigt und entbehren des Zusammenhangs mit den immer paarigen Eileitern. Diese erstrecken sich sehr weit nach vorn und sind bei den Selachiern mit ihrem abdominalen Ostium unter einander verschmolzen, eine weite Trichtermündung darstellend. Das untere Ende jedes Eileiters ist in einen durch grössere Weite und auch häufig durch stärkere Wandungen ausgezeichneten Abschnitt differenzirt, der als Uterus fungirt. Eine kreisförmige Falte bildet für den letzteren eine Grenze gegen das Oviduct. Die beiden äusserlich bei Einigen eine Strecke weit vereinigten Uteri münden in die Cloake aus. Mit den Eileitern verbinden sich regelmässig Drüsenorgane, bei Lepidosiren mehr zerstreut in der Mitte des Verlaufs vorkommend, bei den Selachiern und Chimären eine compacte herz- oder nierenförmige Masse darstellend, die meist in geringer Entfernung vom Uterus in die Eileiterwände eingebettet ist.

Die männlichen Organe werden bei den erwähnten Abtheilungen durch paarige, meist kleine Hoden dargestellt, deren Ausführgänge sich von Neuem durchschlingen und so einen Nebenhoden formiren, aus dem das Vas deferens hervorgeht. Von der Urniere ist wohl nur ein kleiner Theil in den Nebenhoden aufgegangen, ihr ursprünglicher Ausführgang bildet das Vas deferens. Nach vielfachen Windungen und unter allmählicher Erweiterung senkt sich das Vas deferens (bei Chimären mit dem der anderen Seite verbunden) in die Cloake ein. Mit dem Vas deferens steht bei Selachiern und Chimären noch eine längs des Samenganges verlaufende Drüse in Zusammenhang.

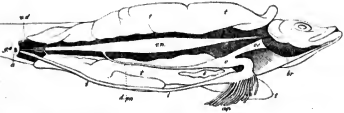
Von diesen Einrichtungen aus können **zwei divergente Formenreihen** durch die übrigen Wirbelthierabtheilungen verfolgt werden. Die eine führt durch die Ganoiden zu den Knochenfischen, die andere durch Amphibien und Reptilien mit den Vögeln zur Organisation des Geschlechtsapparates der Säugethiere. In der ersten Reihe spricht sich wesentlich eine Rückbildung aus; den Weg der zweiten Reihe bezeichnen Differenzirungen, die vorzüglich an den Endabschnitten von beiderlei Apparaten zum Vorschein kommen.

In der ersten Reihe bieten die *Ganoiden* und zwar unter ihnen die Störe den nächsten Anschluss an die Selachier dar. Die meist langen in Mesenterialfalten eingebetteten Ovarien entbehren gleichwie die ähnlich gestalteten Hoden der besonderen Ausführgänge, und beiderlei Geschlechtsproducte

gelangen in die Bauchhöhle. Zur Ausleitung dient ein mit trichterförmiger Oeffnung versehener, meist kurzer Canal, der entweder dem meist blasenartig erweiterten Harnleiter anliegt und in diesen einmündet, oder seltener (Polypterus) bei beträchtlicher Ausdehnung die Oeffnung der dann eng bleibenden Harnleiter in sich aufnimmt, so dass also die Ausleitungswege der Geschlechtsorgane jenen des uropoëtischen Systems zum grossen Theile untergeordnet sind. Aus der ganzen Einrichtung geht hervor, dass in beiden Geschlechtern ein Abschnitt des Ausführweges der Urniere oder vielmehr ein aus dem Urnierengange differenzirter Canal als Müller'scher Gang sich gleichartig entwickelt und auch beim männlichen Geschlechte in Function tretend, die Rolle übernimmt, die bei anderen Wirbelthieren der (als solche persistirenden) Primordialniere und dem Urnierengange selbst zugetheilt ist, indem sie sich zum Nebenhoden und Vas deferens umbilden.

Der bei den Ganoiden durch die Müller'schen Gänge dargestellte Ausführapparat kommt bei den Teleostiern nicht mehr zur Entfaltung. Die Eierstöcke stellen wie die Hoden (Fig. 308. *t t*) meist lang gestreckte, bei Reife ihrer Producte einen grossen Theil der Bauchhöhle einnehmende Organe vor, die wieder in einzelne Lappen oder Querlamellen getheilt sein können. Bei den Salmonen treten die Eier von der Ovarialwand in die Bauchhöhle, und darin findet sich eine Uebereinstimmung mit dem Verhalten der Ganoiden und Selachier, wenn auch die Entleerung nach aussen durch einen Abdominalporus und nicht durch einen Müller'schen Gang besorgt wird. Aber bei den Hoden der Salmonen, wie bei den Hoden und Ovarien der übrigen Teleostier

Fig. 308.



(mit Ausnahme der Aale) bestehen andere Verhältnisse, indem die Zeugungsstoffe sich durch Binnenräume der Keimdrüsen entleeren, die sich mit kurzem Ausführgang zu einem Porus genitalis begeben. Die Ovarialschläuche sind gewöhnlich paarig, doch sind sie bei vielen zu Einem Organe verbunden, an welchem die ursprüngliche Duplicität durch eine senkrechte Längsscheidewand ausgedrückt sein kann.

Die Ovarien der Teleostier sind nicht immer blos Bildungsstätten der Eier, in manchen Fällen dienen sie auch der Entwickelung des Embryo, so

Fig. 308. Geschlechtsorgane und Darmcanal von *Clupea Harengus*. *oe* Oesophagus. *v* Magen. *ap* Appendices pyloricae. *i* Darm. *a* Afteröffnung. *vn* Schwimmblase. *d.pn* Luftgang derselben, in den Blindsack des Magens mündend. *s* Milz. *tt* Hoden. *vd* Ausführgang derselben. *g* Genitalporus. *br* Kiemen. (Nach Brandt.)

bei den lebendig gebärenden Fischen, die aus einer Anzahl verschiedener Familien bekannt sind (Zoarces, Anableps etc.). Bei den Hoden vereinigen sich die Ausführgänge meist zu einem gemeinsamen Abschnitt (Fig. 308. *vd*).

Was die Beziehungen dieser Organisation zu jener der Selachier und Ganoiden betrifft, so können darüber verläufig nur Vermuthungen bestehen, besonders bezüglich der Ausführwege der weiblichen Organe. Etwas bestimmter lässt sich der männliche Apparat beurtheilen, da an der Innenseite der Hoden eine einem Nebenhoden entsprechende Durchflechtung der Hodencanäle besteht, die, wenn sie nicht ein blosses »Corpus Highmori« verstellt, auf eine Verbindung mit einem Theile der Urniere bezogen werden kann. Die Eigenthümlichkeit der männlichen Organe der Teleostier würde somit vorwiegend durch die Massenentfaltung der Keimdrüse bedingt sein, deren Ausdehnung nach hinten von einer Verkürzung des Vas deferens begleitet ist. —

Von grösster Wichtigkeit sind die Geschlechtsorgane der *Amphibien*, weil sich hier bezüglich der Bildung ihrer Ausführwege aus der Urniere Zustände herausstellen, die bei den übrigen Wirbelthieren (den Amnioten) nur vorübergehende Einrichtungen sind. Sie stellen sich damit auf eine niedrige Stufe, die in manchen Puncten selbst unterhalb jener der Selachier steht. Die Ovarien erscheinen als paarige, durch Peritonäallamellen an die Wirbelsäule befestigte Organe. An ihrer Seite verlaufen die sehr weit vorne beginnenden Eileiter, die meist gewunden nach hinten treten um nach Vereinigung mit den hier bleibend fungirenden Urnierengängen in die Cloake zu münden. Am bemerkenswerthesten erscheint der männliche Apparat durch die Vereinigung des Hodens (Fig. 309. *B t*) mit der Urniere (*r*), zu welcher die Vasa efferentia (*ve*) treten. Diese Verbindung tritt für sehr verschiedene Parthien ein; bald ist es der vorderste, bald der mittlere Abschnitt der Urniere, von jedem wieder bald grössere, bald kleinere Partien, je nach der Zahl der bezüglichen Vasa efferentia testis. Ein Theil der Urniere nimmt somit das aus dem Hoden tretende Sperma auf, indess ein anderer Abschnitt (der hintere) nur als Niere fungirt. Der Ausführgang (*u'*)

Fig. 309.

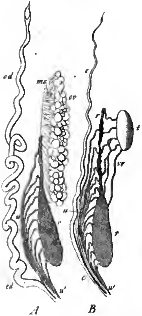


Fig. 309. Urogenitalorgane von *Triton* (Schematisch). *A* Weibliche, *B* männliche Organe. *ov* Eierstock. *ms* Bauchfelllamelle (Mesoarium). *od* Oviduct. *t* Hoden. *ve* Vasa efferentia. *c* Müller'scher Gang (primitiver Urnierengang). *r* Urniere. *u* Ausführcanäle derselben, die sich bei *u'* zu einem gemeinsamen Canale (secundärer Urnierengang) vereinigen.

der Urniere ist zugleich Samenleiter, wie er beim weiblichen Geschlechte das Oviduct vorstellte. Je nachdem die Ausführcanäle der Urniere vereinzelt in den Urnierengang münden, oder unter einander verbunden erst in den letzten Abschnitt desselben sich einfügen (Fig. 309. *B*), erscheint der Urnierengang in minderer oder grösserer Selbständigkeit. Im letzteren Falle hat er sich zu einem besonderen Canale gestaltet, der dem Müller'schen Gang entspricht, indess ein secundärer Urnierengang (*u'*) durch die Verbindung der einzelnen Ausführcanäle der Urniere hervorging. Jener Müller'sche Gang verläuft wie beim weiblichen Geschlechte weit nach vorne, dort einen feinen Faden bildend, der in der Regel des Lumens entbehrt. Häufig ist er mit einem rudimentären Drüsenknäuel in Zusammenhang, welches den vordersten Abschnitt der Urniere vorgestellt hatte. —

Die Keimdrüse der Fische zeigt die auch noch bei Amphibien hervorzuhebende Zwitterbildung bald constant, bald nur hin und wieder. Ersteres ist bei mehreren Arten der Gattung Serranus der Fall, wo ein hufeisengestalteter Hoden einem Ovarium aufgelagert, zum Theile sogar in es eingeschlossen ist. Vergl. Dufossé, Ann. sc. nat. IV. v. Beim Karpfen und auch bei anderen Fischen ist zuweilen eine ähnliche Zwitterdrüse verbunden. S. Ecker, Untersuch. z. Ichthyologie. Freiburg 1857.

Die bei vielen *Teleostiern* ungleichseitige Ausbildung der Keimdrüsen führt in manchen Fällen zu einseitiger Entwickelung, so dass entweder nur das rechte oder linke Ovar oder der rechte oder linke Hoden besteht.

Die Ableitung der Vasa deferentia der *Selachier* aus dem primitiven Urnierengange gibt sich auch durch den Verlauf längs der Niere (Urniere) zu erkennen. Es scheint hier der Fall zu bestehen, dass — ähnlich wie es bei manchen Amphibien nachweisbar ist — nur der vorderste kleinste Theil der Urniere sich mit dem Hoden verbindet und zum Nebenhoden wird. Das Vorkommen eines Nebenhoden ist daher keineswegs für den Untergang der Urniere als solche entscheidend. Der übrige grössere Abschnitt besteht eben als Niere fort, und seine Ausführgänge bilden einen secundären Urnierengang wie bei vielen Amphibien. Das Oviduct ist daher hier dem Samenleiter homolog, und dadurch möchten sich die Selachier und Amphibien von den Amnioten unterscheiden, bei denen bereits in der Anlage eine Differenzirung des primitiven Urnierengangs — in einen secundären Urnierengang und einen Müller'schen Gang — besteht. Genauerer Aufschluss ist von der Entwickelungsgeschichte zu erwarten. Das untere Ende des Samenleiters bietet bei allen Selachiern eine Erweiterung dar, die bei Einzelnen (z. B. Squatina) sehr beträchtlich ist und als Samenblase fungirt. Der letzte Abschnitt des Oviductes der Selachier, der oben als Uterus fungirend bezeichnet wurde, ist auch durch die Beschaffenheit der Schleimhaut von dem übrigen Oviducte verschieden. Bei Manchen erhebt sich die Schleimhaut in Zotten. Sehr entwickelt sind die Drüsen. Die Beziehung dieses Abschnittes zum Ei oder dem daraus entstehenden Embryo ist eine ziemlich verschiedene. Am wenigsten innig ist sie bei den eierlegenden Selachiern (Rajae und Scyllium), wo jenem Abschnitte wohl nur die Ausbildung der eigenthümlichen Schale des Eies zukommt. Bei Anderen (Spinax, Acanthias, Scymnus) entwickelt sich gleichfalls, aber auf kurze Dauer, eine Schale, und der Embryo liegt dann frei im Uterus. Daran reihen sich jene Selachier, wo es gar nicht mehr zu einer Schalenbildung kommt, und aus diesem Verhältnisse gehen dann die bei einzelnen Selachiern angetroffenen Verbindungen des Fötus mit der Uteruswand hervor, welche durch den Dottersack vermittelt werden. Eine Dottersackplacenta besitzen Mustelus laevis und Carcharias-Arten (s. J. Müller, über den glatten Hai des Aristoteles. A. B. 1840. E. Bruch, Études sur l'appareil de la génération chez les Sélaciens. Thèse. Strassbourg 1860.)

Bei den *Ganoiden* muss die Annahme einer Differenzirung des primären Urnierenganges gleichfalls der Erklärung des Geschlechtsapparates zu Grunde gelegt werden. Die bei den Stören und bei Lepidosteus sehr erweiterten Ureteren sind die secundären Urnierengänge, mit denen sich ein Müller'scher Gang, der vordere Abschnitt des primären Urnierenganges, verbindet. Bei den Stören verläuft der Müller'sche Gang eine Strecke weit in der Wandung des blasenartigen secundären Urnierenganges. Nur wenn er als Ei- oder Samenleiter fungirt, scheint er offen zu sein, sonst hat man sein hinteres Ende geschlossen gefunden. Bei Lepidosteus wird er sogar auf einer langen Strecke vom Urnierengang (Ureter) umfasst. Vollständiger sind diese Wege von einander geschieden am weiblichen Apparate von Amia und Polypterus. Die Vereinigung liegt nahe der Ausmündung. Da die Urnierengänge hier enger sind als die Müller'schen, kann man sagen, dass bei den vorgenannten Ganoiden die Ureteren in die Müller'schen Gänge münden, indess bei den Stören und Lepidosteus die Müller'schen Gänge in die Ureteren münden. Bei Amia bieten die Müller'schen Gänge bei den Weibchen nach Aufnahme der Ureteren beträchtliche blasenartige Erweiterungen dar (s. Hyrtl, D. W. VIII. 1855).

Für die *Teleostier* sind die Verhältnisse des männlichen Apparates von jenem der Selachier ableitbar, insofern man die gesammten Ausführwege auf einen kurzen Abschnitt reducirt sich vorstellen kann. Allein auch hier bedarf es noch der Einsicht in die Entwickelungsvorgänge, ehe die Vergleichung sich sicher aussprechen kann. Ebenso wird für die weiblichen Organe aus derselben Quelle Licht zu erwarten sein. Beschreibungen der Geschlechtsorgane von Teleostiern siehe bei C. Vogt u. Pappenheim, Ann. sc. nat. IV. xi. S. 331.

Der Geschlechtsapparat der *Amphibien* stellt sich noch bezüglich der Keimdrüse auf eine niedere Stufe, indem sich beim männlichen Geschlecht zuweilen Anlagen eines Eierstockes forterhalten. Die indifferente Anlage sondert sich hier in eine äussere und innere Partie, davon die erste deutliche Eikeime erkennen lässt, indess die innere zum Hoden wird (Bombinator). Noch und nach erleidet diese peripherische Schichte eine Rückbildung und es entwickelt sich nur die innere als Hoden fort. Bei den Kröten erhält ein oberer Abschnitt der Keimdrüse eine Umbildung in ein Ovarium, dessen Eikeime ganz mit jenen der Keimdrüse des weiblichen Geschlechtes übereinstimmen. Dieser Theil bleibt entweder als ansehnliches, dem Hoden an Grösse gleichkommendes Organ länger oder kürzer fortbestehen (Bufo cinereus), oder er bildet sich auf ein unansehnliches, aber immer noch die Eifollikel erkennen lassendes Gebilde zurück (Bufo variabilis). Diese Thatsachen können dahin gedeutet werden, dass sich hier ein Rest der ursprünglichen Duplicität des Geschlechtsapparates auch an den Keimdrüsen erhalten hat, wie er sonst nur an den Ausführwegen besteht. Die Keimdrüse der Wirbelthiere muss ursprünglich eine Zwitterdrüse gewesen sein. Das Verhalten der genannten Amphibien beseitigt zugleich die Einwände, die der Voraussetzung eines primitiven Hermaphroditismus durch das Vorkommen von nur zwei je in Hoden oder Ovarien sich umwandelnden Keimdrüsenanlagen bei anderen Wirbelthieren gemacht werden können. Wir sehen bei den genannten Amphibien, dass die Anlage des Hodens nicht dieselbe ist, aus der das Ovarium hervorgeht, da beide räumlich neben einander existiren. Will man aber aus dem Mangel der Hodenanlage beim weiblichen Geschlechte Gegengründe entnehmen, so hat man zu erwägen, dass im Hoden ein complicirteres Organ vorliegt, dessen Elemente viel weiter differenzirt sind, als jene des Eierstocks, worin zugleich für die Erhaltung desselben als rudimentäres Organ ungünstigere Momente liegen. Uebrigens besteht dieser Zustand in der That bei Fischen, wie bereits oben angeführt ward.

Mit der Anlage der Keimdrüse der Amphibien steht ein in Fettzellen übergehendes Gewebe in Zusammenhang. Es geht aus dem oberen Abschnitte der Anlage hervor. Bei den Urodelen stellt es einen schmalen Längsstreif vor, der von der Keimdrüse aus sich nach vorne erstreckt. Bei den Anuren entwickelt sich dieser Theil in ein gelapptes, in

die Bauchhöhle verragendes Organ, das sich vorzüglich aus gelben eder erangefarbenen Fettzellen zusammensetzt und einen verschiedenen Uufang erreicht. Da der letztere mit dem Ernährungszustande des Thiers in Zusammenhang steht, ist in dem Fettkorper ein Reservoir für überschussiges Ernährungsmaterial zu erkennen, welches während des Winterschlafs der Thiere verbraucht wird.

Das Ovarium der Amphibien besitzt nach älteren Angaben Oeffnungen, durch welche der Austritt der Eier erfolgen soll. Eine solche Oeffnung ist bei Salamandrinen am vorderen Ende des Ovars zur Zeit der Eierreife bemerkbar.

An den Ausfuhrwegen des Geschlechtsapparates liefern die Amphibien eine sichere Begründung für die Differenzirung des Müller'schen Ganges vom primitiven Urnierengange, der beim weiblichen Geschlechte, nachdem sich ein secundärer Urnierengang gebildet hat, zum Oviducte wird. Diese hier stets vollzogene Sonderung bietet sich beim männlichen Geschlechte auf vielfachen Stadien dar. Der primitive Urnierengang nimmt bei den Cöcilien und Perennibranchiaten eine Anzahl von Harncanälen aus der Niere auf, und in letztere treten (bei Coecilia und Menobranchus) mehrere Vasa efferentia testis. Somit fungirt ein grosser Abschnitt der Niere als Nebenhoden. Wo der Hoden nur aus einem einfachen Schlauche dargestellt wird, wie bei Proteus, wird nur ein kleiner Abschnitt der Niere in jene Verbindung gebracht. Bei den Salamandrinen begeben sich mehrere Vasa efferentia zum vorderen Abschnitt der Niere, dessen Harncanälchenknäuel einzeln zum Urnierengange treten. Bei den Anuren bildet die gesammte Urniere eine gedrängtere Masse, und empfängt vom Hoden her mehrere Vasa efferentia (nur eines bei Discoglossus). Die Harncanäle vereinigen sich zu einem secundären Urnierengange, wodurch der jenseits der Einmündestelle des letzteren liegende Abschnitt des primären Ganges frei wird, und sich wie der zum Oviducte umgewandelte Müller'sche Gang verhält. v. Wittich und Leydig haben diese Verhältnisse zuerst berücksichtigt. Was die feineren von Bidder zuerst genauer untersuchten Verbindungswege des Hodens mit der Urniere angeht, so setzen sich die Vasa efferentia unmittelbar in Harncanälchen fort, indem sie in den ampullenförmigen, den Gefässknäuel bergenden Anfang der letzteren übergehen. Der Glomerulus kommt dabei mehr oder minder an die Wand der Ampulle zu liegen. Der freie fadenartige Abschnitt des männlichen Muller'schen Ganges besitzt bei Menobranchus und Proteus eine abdeminale Mündung, und verläuft auch bei Menopoma eine grosse Strecke weit als bohler Strang. Nahe am Ende findet sich noch ein Rudiment des vordersten Theiles der Urniere ihm angefügt. Bei Bombinater bildet dieser Theil eine Samenblase, als welche sonst der untere Abschnitt des gemeinsamen Ausführganges fungirt. Er besitzt an dieser Stelle einen drüsenartigen Anhang in Gestalt eines Bündels, bei den Urodelen sehr langer, bei den Anuren kürzerer Schläuche. — Für den weiblichen Apparat finden sich an den Oviducten Modificationen, insofern dieselben bei Salamandrinen mit ihrem Endabschnitte beträchtlich erweitert sind und als Uterus fungiren. Ueber die Harn- und Geschlechtsapparate der Amphibien vergl. Bidder, Vergl. anat. und histolog. Untersuch. über die männl. Geschlechts- und Harnwerkzeuge. Dorpat 1846. v. Wittich, Z. Z. IV. S. 125. Leydig, Anatom. histolog. Untersuch. über Fische und Reptilien. Berlin 1853. S. 67.

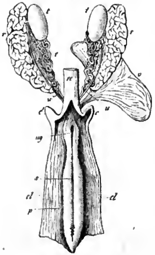
§ 253.

Die Anordnung des Geschlechtsapparates der *Reptilien* und *Vögel* wiederholt in den Grundzügen das für die Selachier Geschilderte, und zeigt dabei eine Weiterentwickelung der bei den Amphibien bestehenden Einrichtungen, denn die Ausführwege sind stets von Urnierengängen gesondert, da die Urniere nicht mehr persistirt. Die Ovarien lagern als traubige Gebilde vor der

Wirbelsäule, oder ihr zur Seite, und bilden je nach dem Reifezustande der in dieser Abtheilung sehr voluminösen Eier verschieden grosse Organe. Bei den Schlangen passt sich die Lagerung der Ovarien an die langgestreckte Leibeshöhle an, indem sie auf verschiedene Höhen vertheilt sind. Das rechte grössere liegt meist vor dem linken. Die Vögel bieten eine Verkümmerung des rechten Eierstockes dar. Gleichmässig mit dem linken angelegt, bleibt er, indess der linke sich ausbildet, auf jener niederen Stufe stehen, und kann endlich ganz verschwinden. Wo er, wie bei einigen Tagraubvögeln, fortbesteht, gelangen seine Eier nicht zur Reife.

Die Oviducte nehmen ihre Entstehung als Müller'sche Gänge in einer sehr frühen Embryonalperiode aus dem Urnierengange. Sie stellen ansehnliche, meist mit weitem abdominalem Ostium (Infundibulum) beginnende Canäle vor, deren einzelne Abschnitte eine verschiedene Function besitzen. Meist erscheinen sie als gewundene Röhren, deren Schleimhautauskleidung zahlreiche Längsfalten bildet. Ein Rest der Urniere erhält sich bei Manchen (Eidechsen) als ein hinter dem Ovarium gelegener Drüsenknäuel, entbehrt aber der Verbindung mit den Ausführwegen. Entsprechend dem Verhalten der Ovarien ist bei den Vögeln nur der linke Eileiter ausgebildet, dessen letzter Abschnitt durch stärkere Muskelwand, sowie durch bedeutende Falten- oder Zottenbildung der Schleimhaut ausgezeichnet ist. Von diesem Theile wird die Eischale abgesondert. Eine ähnliche Verschiedenheit in der Schleimhautauskleidung der einzelnen Strecken fehlt auch den Oviducten der Reptilien nicht. Ein kurzer engerer Abschnitt führt von da aus zur Ausmündung in die Cloake, in deren Nähe bei den Vögeln Reste des rechten Oviductes häufig sogar in grösserer Ausdehnung anzutreffen sind. Während Schlangen und Eidechsen mit den Vögeln die Ausmündungsstellen der Oviducte gemein haben, findet bei den Schildkröten die Mündung in den Hals der sogenannten Harnblase statt, der dadurch einen Sinus genitalis bildet. Bei manchen Schlangen nimmt eine Ausstülpung der hinteren Cloakenwand die Ostien der Oviducte auf.

Fig. 310.



Vom männlichen Apparate lagern die meist ovalen Hoden durch eine Bauchfellfalte befestigt an der Wirbelsäule, bald vor, bald nach innen von den Nieren. Ihr Volum steht mit dem Zustande ihrer Function in engem Connex, was

Fig. 310. Harn- und Geschlechtsorgane einer *Schildkröte* (Chelydra serpentina). *r* Nieren. *u* Harnleiter. *v* Blase. *t* Hoden. *e* Nebenhoden und Vas deferens. *ug* Oeffnung des Urogenitalsinus in die Cloake. *cl* Cloake, von hinten geöffnet. *p* Ruthe *s* Ruthenfurche. *re* Enddarm. *c c'* Blindsäcke der Cloake (Bursae anales).

besonders bei den Vögeln hervortritt. Bei den Schlangen nehmen sie eine den Ovarien entsprechende Lagerung ein. Die Vasa efferentia begeben sich zu einem meist nur aus wenigen gewundenen, theilweise auch blind geendigten Canälen bestehenden Nebenhoden, von dem ein Vas deferens in meist gewundenem Verlaufe sich zur Cloake erstreckt. In geradem Verlaufe findet es sich bei Crocodilen, zahlreiche kleinere Windungen beschreibt es bei Schlangen, Eidechsen und Vögeln, indess es bei den Schildkröten (Fig. 310. *e*) ein Convolut von Windungen darstellt. Sein Endabschnitt ist bei manchen Sauriern und Vögeln, sowie bei den Crocodilen erweitert.

Bezüglich der Ausmündung ist wiederum ein übereinstimmendes Verhalten aufzuführen. Die Vasa deferentia münden in die Cloake aus, bei den Cheloniern in einen Sinus urogenitalis, der durch den Hals der Harnblase gebildet wird. Die Ausmündestelle jedes Samenleiters befindet sich zuweilen auf einer papillenartigen Vorragung (Eidechsen, Vögel).

Die Verbindung der Urnieren mit dem Hoden kommt bei den *Reptilien* und *Vögeln* nur an einem beschränkten Abschnitte zu Stande. In wiefern sich auch beim männlichen Geschlechte von einem Müller'schen Gange Reste erhalten, ist noch unbestimmt. Das Vorkommen eines langen, gewundenen, mit dem Ende des Samenleiters sich vereinigenden Canals bei Schildkröten stellt sich vielleicht in diesen Beziehungen heraus.

Die Oviducte zeigen die Differenzirung in einzelne Abschnitte in den verschiedenartigen Hüllbildungen, welche sie für das Ei liefern. Schon bei den Amphibien und Fischen sind die Umhüllungen in mehrfacher Anzahl vorhanden. Eine verschieden mächtige Eiweissschichte umgibt das Ei unmittelbar, und erst um diese findet sich die schalenartige Eihülle, die bei den Teleostiern oft eigenthümliche Bildungen zeigt und mit einem Mikropytapparat ausgestattet erscheint. Bei den Selachiern ist die hornartig derbe Eischale oft mit besonderen Fortsätzen ausgestattet (Rochen). Bei den Amphibien kommt es zur Absonderung einer eiweissartigen Gallerte, welche die einzelnen bereits mit besonderen Hüllen umgebenen Eier zu Klumpen verbindet (Frösche) oder sie in Schnüre aufreiht (Kröten), oder auch zur Befestigung der Eierkapseln an Wasserpflanzen dient (Tritonen). Reptilien und Vögeln geht diese äusserste Umhüllung der Eier ab, dagegen ist die Schale complicirter, welche das von mehr oder weniger Eiweiss umgebene Ei umschliesst. Weich bleibt die kalkhaltige Schale bei Reptilien, welcher Zustand bei Vögeln vorübergeht, da durch reichliche Kalkablagerung eine Erhärtung der Eischale auftritt.

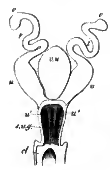
Ueber die Geschlechtsorgane der Reptilien s. Bojanus (Schildkröte). Ferner Lereboullet, Recherches sur l'anatomie des organes génitaux des anim. vertébrés. Nova Acta Ac. Leop. Carol. XXIII. 1. Bezügl. der *Vögel*: Spangenberg, Disquis. circa partes genital. avium. Gött. 1813. Angaben über die Persistenz des rechten Eileiters bei Stannius, Vergl. Anat. S. 333. Lereboullet, l. c. Minder wichtig und in den Vergleichungen gänzlich verfehlt: Martin-Saint-Ange, Étude de l'appareil réproducteur dans les cinq classes d'animaux vertébrés. (Mém. couronné par l'Institut). Mém. des Savans Etrangères. XIV.

§ 254.

Bei den Säugethieren erleidet der Geschlechtsapparat sowohl durch Ausbildung der einzelnen Abschnitte der Ausführgänge, als durch das Auftreten zahlreicher accessorischer Gebilde bedeutende Veränderungen. Beim

weiblichen Apparate stehen diese zum grossen Theile in Zusammenhang mit den Beziehungen, welche der aus dem Eie sich entwickelnde Embryo zum mütterlichen Organismus gewinnt. Wo letzterer Zustand noch wenig ausgebildet ist, finden wir daher geringe Modificationen, wie bei den Monotremen, die mit den Vögeln die Verkümmerung des rechten Ovariums theilen. Das Ovarium besitzt hier zugleich noch die traubige Beschaffenheit, die sich bei manchen Beutelthieren und vielen Nagern forterhält.

Fig. 311.



Für die Ausführwege bestehen gleichfalls nur bei den *Monotremen* directe Anschlüsse an die übrigen Abtheilungen der Wirbelthiere. Jeder der beiden Müller'schen Gänge wandelt sich zu einem Canale um, der, von dem der andern Seite getrennt, in einen Sinus urogenitalis mündet, der mit der Cloake communicirt. Jeder dieser Canäle beginnt mit einer das betreffende Ovarium umfassenden Erweiterung und stellt einen gewundenen Eileiter (Fig. 311. *t*) vor, indess sein unteres Ende, durch dickere Muskelwand ausgezeichnet, einen Uterus (*u*) bildet. Zwei Uteri münden also selbständig in den Sinus urogenitalis aus.

Die übrigen Säugethiere zeichnet eine Vereinigung der Müller'schen Gänge und der Urnierengänge zu einem median verlaufenden Strange, dem Genitalstrange, aus. Innerhalb des letzteren erfolgen an den umschlossenen Canälen weitere Differenzirungen. Bei den *Beutelthieren* verbinden sich die beiderseitigen Müller'schen Gänge enger unter einander, und jeder davon lässt am paarigen Abschnitte Uterus, Eileiter, sowie eine Scheide hervorgehen (Didelphys), oder sie vereinigen ihre Lumina in einen gemeinsamen Hohlraum, von dem aus sie wieder getrennt zum Sinus urogenitalis verlaufen, um, nur auf einer ganz kurzen Strecke vereint, in diesen zu münden. Daraus geht eine höchst eigenthümliche Anordnung hervor (Halmaturus). Der mit einem sehr weiten Orificium abdominale beginnende obere Abschnitt bildet ein Oviduct (Fig. 312. *od*),

Fig. 312.

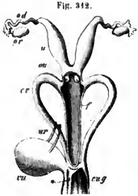


Fig. 311. Weibliche Geschlechtswerkzeuge von *Ornithorhynchus*. *O* Ovarium mit der Peritonealtasche. *t* Eileiter. *u* Uterus. *u'* Orificium uteri. *vu* Harnblase. *sug* Sinus urogenitalis. *cl* Cloake.

Fig. 312. Weibliche Geschlechtsorgane von *Halmaturus Benetti*. *ov* Ovarium. *od* Eileiter. *u* Uterus. *ou* Orificium uteri. Gemeinsamer Scheidengrund *cc* Scheidencanäle. *cug* Sinus urogenitalis. *vu* Harnblase. * Mündung derselben in den Sinus urogenitalis. *ur* Ureteren.

indess der untere dickwandige einen Uterus (*u*) vorstellt. Jeder der beiden Uteri mündet mit einem papillenartigen Vorsprung (*ou*) in den äusserlich gemeinsamen Abschnitt; der durch die Vereinigung der beiden Müller'schen Gänge entstand. Von diesem nach hinten zu ausgesackten (Scheidenblindsack) und innerlich durch eine mediane Scheidewand getheilten, oder in manchen Fällen auch ungetheilten Raume (Fig. 312. *f*) gehen nunmehr getrennt verlaufende Abschnitte der Müller'schen Gänge als »Scheidencanäle« (*cr'*) ab, und verlaufen henkelförmig gekrümmt zum Sinus urogenitalis.

Diese Zustände kommen bei placentalen Säugethieren während der Embryonalperiode vor, und verweisen dadurch auf engere Beziehungen zu den Marsupialien. Wie bei den letzteren treten die Urnierengänge eine Rückbildung an, so dass sich nur Reste davon (s. unten) erhalten, indess die Müller'schen Gänge sich fortbilden. An ihnen tritt eine Strecke weit eine Verschmelzung der Lumina ein, die vor und hinter dieser Stelle getrennt sind, und darin liegt die Andeutung des gemeinsamen Sackes, der bei Beutelthieren die Scheidencanäle absendet. Die Verschmelzung der Lumina schreitet aber bei den placentalen Säugethieren gegen das Ende des Genitalstranges vor, und formt damit einen einfachen Canal (Canalis genitalis), der in den Sinus urogenitalis sich öffnet. Wir haben somit schliesslich zwei von einander getrennt beginnende, aber dann in einen mehr oder minder langen unpaaren Abschnitt zusammentretende Canäle, die aus den anfänglich ganz getrennten Müller'schen Gängen hervorgingen. Durch verschiedenartige Differenzirung der Wandung an den einzelnen Abschnitten entstehen verschieden fungirende Theile. Der in der Nähe der Ovarien beginnende, dünnwandige Abschnitt stellt immer die Eileiter vor. Eine darauffolgende, durch muskulöse Wandungen und weiteres Lumen ausgezeichnete, bald nur dem paarigen, bald diesem und dem unpaaren, und endlich auch nur letzterem angehörige Strecke der Ausführwege bildet den Uterus. Die letzte immer dem unpaaren Abschnitte zufallende Abtheilung wird zur Scheide. Aus dem Erwähnten geht hervor, dass der Uterus die grössten Variationen besitzt. Zwei völlig getrennte Uteri münden in eine Scheide bei vielen Nagern (z. B. Lepus, Sciurus, Hydrochoerus etc.) und bei Orycteropus. Bei anderen Nagethieren vereinigen sich beide Uteri nur auf einer ganz kleinen Strecke zu einer

Fig. 343.

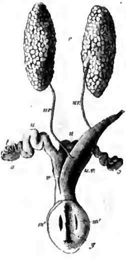


Fig. 343. Harn- und Geschlechtsapparat eines weiblichen jungen *Delphin*. *r* Nieren. *ur* Harnleiter. *u* Harnblase. *o* Ovarien. *t* Eileiter. *u* Uterus. *v* Scheide. *g* Vulva (Mündung des Sinus urogenitalis). *m'* Spalte, worin die Zitze liegt (rechterseits ist die Spalte geöffnet).

gemeinsamen Ausmündung in die Scheide (z. B. Cavia, Coelogenys, Mus). Daraus gehen die Verhältnisse des Uterus der Insectivoren, Carnivoren, Cetaceen und Ungulaten hervor (Fig. 313), bei denen ein einfacher Uterus in zwei getrennte Hörner (*u*) ausläuft, die in die Oviducte (*t*) sich fortsetzen. Unter Verlängerung des gemeinsamen Uteruskörpers erscheinen die Hörner verkürzt bei den Chiropteren und Prosimiae, und bei den Affen ist wie beim Menschen ein einfacher Uterus vorhanden, der jederseits einen Eileiter aufnimmt. Wie die Länge der Hörner des Uterus oder jene des gemeinsamen Uteruskörpers sich sehr verschieden zeigt, so variirt auch die Länge der Scheide, deren Schleimhaut mannichfache Modificationen bietet. Ihre Mündungsstelle in den Sinus urogenitalis ist zuweilen durch eine vergängliche Schleimhautfalte ausgezeichnet, die als Scheidenklappe (Hymen) unterschieden wird. Sie ist bei den Wiederkäuern, Carnivoren u. A. beobachtet, besitzt aber erst bei den Affen die beim Menschen vorkommenden Verhältnisse.

Von den Urnieren und ihren in den Genitalstrang mit eingeschlossenen Ausführgängen erhalten sich Reste an der Seite des Uterus oder in den die Ovarien mit dem Uterus verbindenden Peritonäalduplicaturen. Die Urnierengänge bilden die sogenannten Gartner'schen Canäle, die bei Echidna die Uteri begleitend, in den Sinus urogenitalis münden, sonst nur auf Strecken bestehen. Das in der Nähe der Ovarien liegende Urnierenrudiment stellt den »Nebeneierstock« vor, ohne dass jedoch functionelle Beziehungen zum Geschlechtsapparate sich ausbilden.

Am männlichen Geschlechtsapparate der Säugethiere finden sich die zu Hoden umgebildeten Keimdrüsen anfänglich in gleicher Lage wie die Ovarien, am inneren Rande der Urnieren, mit deren Ausführgang der Müller'sche Gang verläuft. Vom Urnierengange aus erstreckt sich ein Strang zur Leistengegend der Bauchwand (Leitband). Nachdem die Verbindung der Urnieren mit dem Hoden erfolgt ist, stellen erstere den Nebenhoden vor, der fast immer von grösserem Umfange ist als bei Reptilien und Vögeln. Der Urnierengang wird wie beim weiblichen Geschlechte mit dem Müller'schen Gange zu einem Genitalstrang verbunden, welcher zu dem aus dem untersten Abschnitte der Allantois entstandenen Sinus urogenitalis tritt. Der Urnierengang stellt das Vas deferens vor, indess der Müller'sche Gang verkümmert, und meist nur mit seinem Endabschnitte in ein bleibendes, einem Sinus urogenitalis entsprechendes Organ übergeht, dessen Mündung in den Canalis urogenitalis zwischen den Mündestellen der Samenleiter sich vorfindet (Fig. 314. *ul*).

Fig. 314.

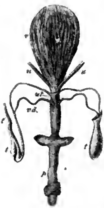
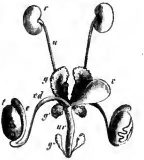


Fig. 314. Harn- und Geschlechtsorgane von *Lutra vulgaris*. *v* Harnblase. *u* Ureteren. *t* Hoden. *t'* Vasa spermatica interna. *vd* Vas deferens. *ul* Uterus. *p* Penis.

Der in dieser Weise gestaltete Apparat zeigt an allen seinen Theilen mannichfache Modificationen. Die Hoden bleiben nur bei den Monotremen fast ganz in ihrem ursprünglichen Lagerungsverhältnisse vor den Nieren. Wenig nach abwärts gerückt oder unterhalb der Nieren gelagert sind sie bei den Walthieren, bei Hyrax, beim Elephanten und verschiedenen Edentaten zu treffen. Bei Anderen wieder liegen sie in der Leistengegend der Bauchwand, durch die sie hindurchgetreten sind (bei vielen Nagern, den Kamelen, und manchen Carnivoren [Lutra, Viverra]). Endlich treten sie bei Anderen durch den Leistencanal weiter von der Bauchwand herab in eine vom Integumente gebildete Aussackung, das Scrotum. Der bei der Wanderung des Hodens in das Scrotum, von dem mit dem herabsteigenden Hoden auswachsenden Peritonaeum gebildete Raum (Canalis vaginalis) bleibt bei den meisten Säugethieren offen, und lässt so den den Hoden umgebenden Hohlraum mit der Bauchhöhle communiciren. Mit dem Herabsteigen des Hodens durch den Leistencanal hat derselbe Theile der Bauchwand vor sich hergestülpt, von denen eine vom Musculus obliquus internus stammende Partie als Musculus cremaster besonders bemerkenswerth ist. Bei offen bleibendem Scheidencanal vermag der Hoden wieder in die Bauchhöhle zurückzutreten, was bei vielen Säugethieren gewöhnlich zur Brunstzeit eintritt (z. B. bei Marsupialien, Nagern, Chiroptern, Insectivoren u. A.).

Fig. 315.



Das untere Ende des Vas deferens erhält sich einfach bei Monotremen und Beutelthieren, Carnivoren und Cetaceen. Sonst gehen von ihm Drüsenbildungen aus, die man als »Samenblasen« bezeichnet, weil sie zuweilen als Receptacula seminis zu fungiren scheinen (Fig. 315. *g*). Diese Drüsen sind sehr entwickelt bei Insectivoren und vielen Nagern, bei ersteren häufig in mehrere grosse Lappen getheilt, bei letzteren mehr durch Länge und Ausbuchtungen ausgezeichnet. Einfacher sind sie bei Anderen. Auch bei vorhandenen Samenblasen wird der Endabschnitt des Vas deferens häufig noch durch Ausbuchtungen complicirt, die gleichfalls drüsigen Bau besitzen.

Ausser den Samenleitern, deren die Samenbläschen aufnehmender kurzer Endabschnitt als Ductus ejaculatorius bezeichnet wird, münden bei manchen Säugethieren bereits vorhin erwähnte Rudimente der Müller'schen Gänge in den Sinus urogenitalis ein. Sie bestehen entweder aus einer einfachen oder paarigen, oder in zwei Canäle auslaufenden Ausbuchtung, die einem rudimentären weiblichen Sinus genitalis entspricht, und nicht ganz zutreffend als Uterus masculinus bezeichnet ward (Fig. 316. *g*). Zu-

Fig. 315. Harn- und Geschlechtsorgane von *Cricetus vulgaris*. *r* Niere. *u* Ureter. *v* Harnblase. *t* Hoden. *e* Nebenhoden. *vd* Vas deferens. *g* Samenbläschen. *g'* Cowper'sche Drüsen. *ur* Canalis urogenitalis. *g''* Tyson'sche Drüsen.

weilen ist ein Abschnitt davon dem männlichen Sinus genitalis angehörig, indem nämlich auch die Samenleiter da zur Ausmündung gelangen können. Am ansehnlichsten sind diese Gebilde bei Nagern, doch fehlen sie auch Anderen nicht ganz, und werden beim Menschen durch die Vesicula prostatica vorgestellt.

Fig. 316.



Der diese Organe aufnehmende Abschnitt des Canalis urogenitalis entfaltet noch andere Theile drüsiger Natur (Prostata-Drüsen), durch welche mehrfache Modificationen hervorgehen. Die Drüsen können einen bedeutenden Umfang erreichen, als paarige gelappte Bildungen sich darstellen (Nager, Insectivoren, Elephas), oder sie sind durch zahlreiche kleinere Schläuche gebildet, die in einer der Wandung des Canalis urogenitalis angefügten Masse vereinigt sind. Sie werden dann von einer Schichte glatter Muskelfasern überzogen, welche bei dem Vorkommen grösserer Drüsenpaare theils diese selbst überzieht, theils der Wand des bezüglichen Abschnittes des Urogenitalcanals unmittelbar aufgelagert ist, und bald nur den hinteren Abschnitt einnimmt, bald ringförmig den Anfang des genannten Canales umfasst.

Für die Entwickelung der inneren Geschlechtsorgane der Säugethiere s. Rathke, Beiträge z. Gesch. der Thierwelt. Halle 1825, und Abhandlungen zur Bildungs- und Entwickelungsgeschichte. I. Leipz. 1832. Ferner Joh. Müller, Bildungsgesch. der Genitalien. Düsseldorf 1830. Bezüglich der Verbindung der Ausführgänge (Urnieren- und Müller'sche Gänge) zum Genitalstrang vergl. Thiersch (Illustr. med. Zeitung 1852 und Leuckart (ibid), ferner Kölliker (Entwickelungsgeschichte). — Für die Reste der Urniere beim weiblichen Apparat s. Gartner, Videnskab. Selskabs Skrifter. I 1821. Ferner Kobelt, Der Nebeneierstock des Weibes. Heidelberg 1847. Vlacovic, S. W. IX. (Monotremen).

Die Eierstöcke verändern ihre ursprüngliche Lagerung in ähnlicher Weise, wie solches vom Hoden beschrieben ward. Zur Zeit der Existenz der Urniere verläuft vom Urnierengange ein Strang zur Leistengegend. Nach der Rückbildung der Urnieren stellen sich die Eierstöcke in schräge Richtung, und werden sammt den Eileitern und den Resten der Urniere (Nebeneierstock und Gartner'sche Canäle) in eine Peritonäalfalte (Ligamentum uteri latum) mit eingeschlossen, die zugleich den Uterus mit überzieht. Damit sind sie zugleich weiter abwärts getreten und liegen in der Nähe der Eileiter. Der vom Urnierengange abgehende Strang stellt das Ligamentum uteri rotundum vor, welches, da der rückgebildete Urnierengang im Genitalstrange an die Seite des Uterus zu liegen kommt, später vom Uterus auszugehen scheint, beim Vorhandensein von Uterushörnern, von diesen.

Das Ostium abdominale der Eileiter besitzt meist einen ungleich gezackten, gefalteten Rand (Fimbria). Dieses erweiterte Ende kann sich mit einer den Eierstock umfassenden Peritonäaltasche verbinden, so dass der letztere im Anfange des Eileiters zu liegen scheint. Eine solche Tasche besteht bei Monotremen, unter den Beutelthieren

Fig. 316. Uterus masculinus und Canalis urogenitalis von *Lepus cuniculus*. *A* Von hinten. *B* Ebenso, aber hintere Wand geöffnet. *C* Seitlich. *v* Harnblase. *u* Ureter. *d* Samenleiter. *g* Sinus genitalis. *ug* Canalis urogenitalis.

bei Phascolomys (wo jedoch die fimbrienbesetzten Tubenenden sich innerhalb der Tasche erhalten haben), dann bei den Carnivoren und zwar bei Canis, Felis unvollkommen geschlossen; ganz geschlossen ist sie bei Ursus, Viverra, Lutra, Mustela, Phoca u. A. (Treviranus in Zeitschr. f. Phys. I. S. 180).

Der Scheidenblindsack der Beutelthiere ist nicht constant vorhanden, er fehlt z. B. bei Didelphys dorsigera. Eine zuweilen vorkommende Communication seines unteren Endes mit dem Sinus urogenitalis scheint eine secundäre Einrichtung zu sein, die erst bei älteren Individuen von Halmaturus-Arten auftritt. In der Ausbildung der Uteri der Beutelthiere erkannte Owen eine zu der Ausdehnung des Marsupiums (vergl. S. 589) in umgekehrtem Verhalten sich findende graduelle Verschiedenheit. Die Abgrenzung des Uterus von der Scheide macht sich durch einen von ersterem gebildeten, in die Scheide ragenden Vorsprung bemerkbar (Os uteri), oder es besteht nur eine Differenz in der Dicke der Wandung und der Beschaffenheit der Schleimhaut. Die ursprüngliche Duplicität erhält sich auch bei einfachem Uterus im Vorkommen eines doppelten Os uteri bei einigen Edentaten (Myrmecophaga, Bradypus).

Die gesammte Schleimhaut des Uterus ist durch reichliche schlauchförmige Drüsen ausgezeichnet. Sie erlangt eine besondere Bedeutung für die Ernährung des Embryo bei jenen Säugethieren, bei denen es zu einer Verbindung zwischen Mutter und Frucht kommt. Während bei Monotremen und Beutelthieren das unreif geborne Junge einen grossen Theil seiner Entwickelung ausserhalb des mütterlichen Organismus in dem durch das Marsupium gebildeten Behälter durchläuft, tritt bei den übrigen Säugethieren zwischen den Eihüllen des Embryo und der Uterusschleimhaut eine derartige Verbindung ein, dass embryonale Gefässe vom Blute der Uteringefässe umspült werden. So wird zwischen der beiderseitigen Blutflüssigkeit ein Stoffaustausch möglich und das fötale Blut empfängt auf diesem Wege die für Leben und Wachsthum des Embryo nöthigen Stoffe und gibt dafür seine Auswurfstoffe ab. Diese Einrichtung beginnt mit sehr niederen Stufen.

Bei den Perissodactylen und Cetaceen ist die äusserste fötale Eihülle mit gefässhaltigen zottenartigen Fortsätzen bedeckt, welche bald einfacher, bald verästelt in die Schleimhaut des Uterus einwachsen. Unter den Artiodactylen schliessen sich die Tylopoden und Schweine diesem Verhältniss an, indess die Wiederkäuer die Zotten des Chorions in einzelnen Gruppen entwickeln, die durch grössere glatte Strecken der Chorionoberfläche von einander getrennt sind. Das Chorion verbindet sich also nur an einzelnen Stellen mit dem Uterus, und jene Stellen bezeichnet man als Cotyledonen. Sie sind meist in grosser Zahl vorhanden und über die ganze Oberfläche des Chorion zerstreut. Ihnen entsprechen Wucherungen der Uterusschleimhaut. In allen diesen Fällen ist die Verbindung mit der Uterusschleimhaut keine sehr innige, indem die Zotten des Chorions, mögen sie zerstreut vorkommen oder in Cotyledonen vereinigt sein, bei der Geburt sich von der Schleimhaut lösen, die dann wieder Rückbildungen erfährt. Diesem Verhalten schliessen sich wahrscheinlich auch die Edentaten an, da aber hier das Chorion verschiedene Bildungszustände aufweist, so wird auch an eine Verschiedenartigkeit der Beziehung zur Uterusschleimhaut gedacht werden dürfen. So ist es bei Manis, bis auf eine glatte bandförmige Strecke, mit feinen netzförmig verbundenen Leistchen bedeckt, bei Bradypus besitzt es zahlreiche Cotyledonen und bei Dasypus sind diese durch eine scheibenförmige Masse, eine Placenta, repräsentirt.

Auf einer weiteren Stufe findet eine innigere Verbindung zwischen Chorionzotten und Uterusschleimhaut statt, und die letztere löst sich zugleich mit der Geburt der Frucht, und stellt damit eine Membrana decidua vor. Die solches Verhalten darbietenden Säugethiere bezeichnet man als Deciduata im Gegensatz zu den vorhin aufgeführten Indeciduaten, deren Uterusschleimhaut in continuo fortbesteht, wenn sie auch, soweit sie hypertrophisch war, sich nach der Geburt rückbildet.

An der Decidua unterscheidet man den Abschnitt, an welchem die Verbindung mittelst der gefässhaltigen Chorionzotten stattfindet, als Decidua serotina; eine von der ursprünglichen Befestigungsstelle des Eies aus letzteres überwachsende Schleimhautschichte als Decidua reflexa, und endlich die mit beiden in Verbindung stehende Decidua vera, nämlich die übrige Schleimhautauskleidung des Uterus. Ob die Decidua reflexa und vera in der Weise, wie sie beim Menschen bekannt sind, den Deciduaten allgemein zukommen, ist zweifelhaft. Am sichersten dürfte der zur Placentarbildung verwendete, als Decidua serotina bezeichnete Abschnitt stets hinfälliger Natur sein. Die Form der Placenta hat zur Unterscheidung zweier Abtheilungen der Deciduata Anlass gegeben. Bei einer, der der Zonoplacentaria, ist sie gürtelförmig. Eine solche Placenta besitzen die Carnivoren mit Einschluss der Pinnipedier, ferner Elephas. Bei einigen Carnivoren (Mustelinen) sind zwei einander gegenüberstehende Abschnitte des Placentargürtels vorwiegend ausgebildet, wodurch eine Trennung des Gürtels angedeutet ist. Die andere Abtheilung bilden die Discoplacentaria. Eine scheibenförmige Placenta besitzen die Prosimiae, Nager, Insectenfresser, Chiropteren, Affen. Manche der letzteren besitzen eine vermittelnde Form gegen die Gürtelplacenta, indem sie mit zwei getrennten Placenten ausgestattet sind (geschwänzte Katarrhinen, Andeutungen auch bei Hapaliden). Sowohl die Erscheinung der Cotyledonenbildung als auch die Bildung der Placenta entspricht einer grösseren Differenzirung, gegen welche der bei Perissodactylen etc. waltende Zustand als indifferenter sich herausstellt. Erwägt man, dass auch bei nur partieller Placentarbildung die jede ächte Placentarbildung einleitende Allantois die Frucht zwischen Amnion und dem primitiven Chorion umwächst, so wird nicht unwahrscheinlich, dass der als »diffuse Placenta« bekannte Zustand die ursprünglich den differenzirten Placentarbildungen vorausgegangene Form abgegeben haben mag. —

Die Drüsen am unteren Ende der Samenleiter bilden häufig viele Ausbuchtungen, und können auch einen ganzen Abschnitt mit bedeutend verdickter Wand erscheinen lassen. Die Samenblasen sind am einfachsten bei den Einhufern, wo sie weite, dünnwandige Säcke bilden. Ihre Verbindung mit dem Samenleiter findet zuweilen dicht am Ende des letzteren statt (Pferd). Für den feinen Bau dieser Drüsen sowie der Prostata s. Leydig, Z. Z. II. S. 1. Die von den Müller'schen Gängen persistirenden Reste sind sehr verschieden gedeutet worden. Den in den Sinus urogenitalis mündenden Abschnitt wird man bei voluminöserer Entwickelung des Ganzen einer Scheide, den davon entfernteren Theil dem Uterus vergleichen dürfen. Bei bedeutender Reduction des Volums, wie z. B. beim Menschen, dürfte das Ganze indifferenter als Sinus genitalis anzusehen sein. Nicht selten wiederholt diese Bildung die Gestalt des Uterus, besitzt Hörner, wenn solche am weiblichen Uterus vorkommen. Vergl. über diese Organe E. H. Weber, Zusätze zur Lehre vom Baue und den Verrichtungen der Geschlechtsorgane, Abhandl. d. fürstl. Jablonowski'schen Gesellschaft. Leipz. 1846. Leuckart, Zur Morphologie u. Anatomie der Geschlechtsorgane. Gött. Studien 1847. H. Meckel, Zur Morph. d. Harn- u. Geschlechtsorgane der Wirbelthiere. Halle 1848. F. Wahlgren, Bidrag til Generations-Organernes Anatomi och Physiologi hos Menniskan och Däggdjuren. Lund. 1849. Van Deen, Z. Z. I. S. 295.

Die Prostata-Drüsen bieten nicht blos in der Ausdehnung am Sinus urogenitalis des männlichen Apparates, sondern auch im Bau und im Volum zahlreiche Verschiedenheiten. Bei Nagern erscheinen sie als verästelte Blinddärmchen, meist hinter den Samenbläschen emporsteigend, bei Lepus dem Uterus masculinus angeschlossen. Als zwei von einander getrennte Paare gelappter Drüsen mit langem Ausführgang kommen sie bei Erinaceus vor. Häufiger ist die Ringform z. B. bei Chiropteren, Canis, Mustelus, dann erscheinen die einzelnen Drüsen kürzer und konnen auch theilweise vom M. urethralis bedeckt sein. Unvollständig ist der Drüsenring bei vielen Affen, indem nur die hintere Parthie entwickelt ist (Mycetes, Cynocephalus, Cercopithecus).

Bezüglich des Scrotums, welches als eine Aussackung des Integumentes erscheint, ergeben sich manche untergeordnete Eigenthümlichkeiten, von denen seine Lagerung vor dem Penis bei Beutelthieren zu nennen ist. Es bietet hier noch nicht die bei den Placentalien erlangte Beziehung dar, indem es bei diesen in der die Genitalöffnung umgrenzenden Falte (Genitalwulst) angelegt wird, die beim weiblichen Geschlechte sich zu den grossen Schaamlippen gestaltet. Das Verhalten des Scrotums der Beutelthiere ist daher ein anderes als bei den Placentalien, wenn es auch bereits vor dem Descensus der Hoden angelegt ist, und damit nicht eine jeweilig vom herabgestiegenen Hoden gebildete Ausstülpung der Haut ist, wie bei jenen Nagethieren, deren Hoden durch den Leistencanal gelangt. Ueber den Descensus test. s. VAN DER LITH, Bidragen tot de kenniss van de ziekelijke ontwikkelung der organa uro-genitalia. Utrecht 1867.

§ 255.

Die Vereinigung der Ausführwege des Harn- und Geschlechtsapparates mit dem Endstücke des Darmcanals in dem bereits oben als »Cloake« bezeichneten Raum findet sich in den unteren Abtheilungen verbreitet. Von den Fischen bis zu den Vögeln und selbst noch unter den Säugethieren bei den Monotremen bleibt dieser Zustand bestehen, während er bei den übrigen Säugethieren nur vorübergehend auftritt. Aus diesem Abschnitte bilden sich theils durch Modificationen der Wandungen, theils durch neue Organisationen mancherlei Organe aus, welche der Begattung dienen, und zumeist gleichfalls beiden Geschlechtern, wenn auch in verschiedenen Ausbildungsgraden, zukommen.

Zu diesen Einrichtungen gehörige Organe werden unter den Fischen bei Selachiern und Chimären angetroffen, indem hier ein Theil der Bauchflosse bei den Männchen eigenthümliche Umgestaltungen erfährt, die ihn als Copulationsorgan fungiren lassen. In diesem Verhalten liegt eine Anpassung eines ursprünglich der Geschlechtsfunction fremden Organes vor. Somit ist diese Einrichtung streng von jenen zu sondern, die aus Theilen der ursprünglichen Geschlechtswege und ihrer Wandungen sich bildeten.

Eine Andeutung eines Copulationsorgans kommt bei den Amphibien (Salamandrinen) in Gestalt einer in die Cloake ragenden Papille vor. Aber erst bei den Reptilien treten solche von der Cloakenwand ausgehende Gebilde in Function beim Begattungsacte.

Fig. 317.



Diese Organe sind bei den *Reptilien* nach zwei verschiedenen Typen gebaut. Der eine findet sich bei Schlangen und Eidechsen verbreitet. Mit der hinteren Cloakenwand stehen zwei bei beiden Geschlechtern nur durch den Umfang verschiedene Schläuche (Fig. 317. *p*) in offener Verbindung, welche in besondere längs des Schwanzes verlaufende Räume eingebettet sind. Jeder der Schläuche gabelt sich gegen das blinde Ende zu und steht dort mit Muskeln in Zusammenhang. Die Schläuche können gegen die Cloake und von da nach aussen hervorgestülpt werden, und zeigen

Fig. 317. Cloake von *Python*, von vorne her geöffnet. *R* Enddarm. *u* Ureterenmündungen. *gi* Drüsenschläuche, bei * ausmündend, in den Anfang der Penisschläuche *p*, davon der eine der Länge nach geöffnet ist.

alsdann bei den Männchen eine oberflächliche, von der Mündung des Samenleiters beginnende Rinne, die auch auf die Theilung am Ende des Organs übergeht. Mit den Schläuchen stehen Drüsen in Verbindung (*gi*), die an der Basis der ersteren ausmünden (*). Eine hieran anschliessende Bildung ist auch noch bei den Vögeln vertreten. Beim dreizehigen Strausse (Rhea americana), dann bei Enten und Gänsen ist nämlich ein ausstülpbares, mit festen Wandungen versehenes Rohr vorhanden, welches im ausgestülpten Zustande zwar eine in die Cloake leitende Rinne bildet, jedoch nicht mehr durch Muskeln, wie der Doppelpenis der Saurier und Ophidier, sondern durch ein elastisches Band zurückgezogen wird. Gestützt wird dieses Rohr durch zwei von der Vorderwand der Cloake entspringende fibröse Körper, an welche das blinde Ende des Rohrs festgewachsen ist, und zwischen denen auch das offene Ende des Rohrs einmündet, so dass die zwischen beiden Körpern beginnende Rinne in jene der ausstülpbaren Hälfte des Rohrs direct sich fortsetzt.

Bei dem anderen Typus bilden ausschliesslich fibröse oder cavernöse Gewebe eine Grundlage der Begattungsorgane.

Dem zweizehigen Strausse wie den Schildkröten und Crocodilen geht ein ausstülpbarer Theil vollständig ab und es zeigt sich die Ruthe in ihrer Grundmasse wesentlich durch die beiden, bei den oben erwähnten Vögeln vorhandenen fibrösen Körper gebildet, die mit ihrer breiten Basis von der Wand der Cloake entspringen und eng mit einander verbunden von Schleimhaut überkleidet sind (Fig. 310. *p*). Oben befindet sich zwischen beiden fibrösen Körpern eine Rinne (*s*), die bei den Crocodilen und den Schildkröten am Anfange, und beim Strausse längs ihrer ganzen Ausdehnung mit cavernösem Gewebe ausgekleidet erscheint. Indem dieses Gewebe vorn am Ende der fibrösen Körper (beim Strausse aus der Fortsetzung eines elastischen dritten Körpers, der unter den beiden fibrösen liegt, hervorgegangen) reichlicher wird, bildet sich ein schwellbarer Wulst, der an Verhältnisse des Penis der Säugethiere erinnert.

Besondere an die fibrösen Körper sich inserirende Muskeln wirken als Rückzieher der Ruthe, die bei den Straussen noch eigene Hebemuskeln besitzt.

Die betreffenden Organisationen der *Säugethiere* schliessen sich nur im Allgemeinen an jene der Reptilien an, und auch in dieser Beziehung sondern sich die Monotremen schärfer von den übrigen. Ihre Begattungsorgane bestehen aus einem, von zwei Schwellkörpern (Corpora cavernosa urethrae) gebildeten kurzen Penis, der in einer in die Cloake einmündenden Tasche liegt, vermittelst eines Muskels dem Urogenitalcanal genähert werden, und durch eine an seiner Wurzel in der Nähe der Ausmündung des Sinus urogenitalis in die Cloake befindliche Oeffnung das Sperma aufnehmen kann. So tritt er, aus einer einseitigen Differenzirung eines Theiles der Cloakenwand hervorgegangen, ausschliesslich in Beziehungen zum Geschlechtsapparate, indess der Harn einfach durch die Cloake seinen Abfluss findet.

Mit der Sonderung der Cloakenmündung in zwei Oeffnungen treten die Begattungsorgane in engere Beziehungen zum Sinus urogenitalis. Während

des embryonalen Zustandes beginnt um die Cloakenöffnung eine Falte sich zu erheben, und an der vorderen Wand der Cloake wächst ein, auf seiner gegen die Cloake gerichteten Fläche die Mündung des Canalis urogenitalis tragender Höcker hervor. Jene Mündung läuft in eine längs des Genitalhöckers erstreckte Rinne aus. Bei fortschreitendem Wachsthume des Embryo wird die Cloake seichter, und die Scheidewand zwischen der Oeffnung des Enddarms und dem aus dem unteren Ende des Urachus gebildeten Canalis urogenitalis tritt schärfer hervor, und endlich finden sich die früher im Grunde der Cloake befindlichen Oeffnungen an der Oberfläche. — Die vordere an der Basis des Genitalhöckers gelegene Spalte bildet die Mündung des Sinus urogenitalis, indess die hintere Oeffnung den Anus vorstellt. Bei vielen Säugethieren bleiben beide Oeffnungen nahe bei einander und werden sogar noch von gemeinsamen Hautfalten umzogen, und beim weiblichen Geschlechte bildet die Nachbarschaft beider Orificien die Regel. Am meisten ist dies bei Beutelthieren (wo noch ein gemeinsamer Sphincter für Anus und Urogenitalöffnung besteht) und bei Nagern der Fall, bei letzteren auch noch beim männlichen Geschlechte ausgeprägt.

Der Sinus urogenitalis bietet in beiden Geschlechtern verschiedene, den Functionen des betreffenden Geschlechts angepasste Ausbildungszustände dar. Beim weiblichen Geschlechte bleibt er auf einem niederen Zustande stehen, indem er nur zu einem weiteren, wenig tiefen Raume wird, der als Scheidenvorhof (Vestibulum) sich in die Scheide fortsetzt. Beim männlichen Geschlechte wächst er in einen engeren, aber meist langen Canal (die sogenannte Harnröhre, Urethra) aus, mit dessen Wandungen sich Schwellorgane verbinden und den Penis vorstellen. Sowohl für dieses Organ als für seine Schwellkörper bestehen beim weiblichen Geschlechte gleiche, nur minder mächtig entwickelte Theile, so dass die Clitoris dem Penis entspricht.

Die Schwellorgane werden bei den Beutelthieren durch zwei aus dem Genitalhöcker hervorgegangene, den Canalis urogenitalis umfassende Gebilde hergestellt, die theilweise mit einander verschmelzen, bei Einigen auch an ihrem freien Ende getrennt sind (Fig. 318. *a. b*) und mit diesem die Eichel des Penis bilden. Der Canalis urogenitalis setzt sich auf jede Hälfte als eine Rinne (*s*) fort, die bei Aneinanderschliessen beider einen Canal herstellen kann. Bei Anderen (Halmaturus) verbinden sich diese Schwellkörper mit zwei anderen und begrenzen mit ihnen den Urogenitalcanal, einen cylindrischen Penis bildend. Nur bei wenigen anderen Säugethieren bleiben die erst erwähnten Schwellkörper getrennt; sie verschmelzen sehr frühzeitig zu einem mit einer bulbusartigen Anschwellung beginnenden, den Urogenitalcanal (Urethra) umfassenden Rohre (Corpus cavernosum urethrae), dessen vorderstes, sehr verschieden gebildetes Ende die Eichel vorstellt. Die beiden anderen Schwellkörper (Corpora cavernosa penis) entspringen dann immer

Fig. 318.



Fig. 318. Gespaltener Penis von *Didelphis philander*. *a b* Die beiden Hälften der Eichel. *s* Furche auf der Innenfläche derselben. *p* Afteröffnung. *x* Behaarte Umgebung des dicht hinter der Vorhautöffnung gelegenen Afters. (Nach Otto.)

von den Sitzbeinen und verlaufen über dem Corpus cavernosum urethrae, ohne in die Wand des Canalis urogenitalis einzugehen. Bei den meisten Säugethieren erstreckt sich der so zusammengesezte Penis von der Schambeinfuge längs der Medianlinie des Bauches nach vorne, und endet mehr oder minder weit vom Nabel entfernt; bei Anderen ist er frei und hängt vor der Schambeinfuge herab. Für diese beiden Zustände bildet das Integument einen verschiedengradig vollständigen Ueberzug des Penis, der vorne eine auf die Eichel sich umschlagende Duplicatur besitzt (Praeputium).

Beim weiblichen Geschlechte erreicht der Genitalhöcker niemals die Ausbildung, die er als Penis beim männlichen Geschlechte erlangt, er stellt die Clitoris vor, die auf ihrer unteren Fläche die von zwei seitlichen Falten begrenzte Oeffnung des Sinus urogenitalis trägt. Zwei Schwellkörper (Corpora cavernosa urethrae) liegen in der Wand des letzteren, und umfassen denselben bis zur Clitoris, welcher ebenfalls ein Schwellkörperpaar wie dem Penis zu Grunde liegt. Meist ist das Ende der Clitoris mit einer Eichel ausgestattet, über welche gleichfalls ein Praeputium sich hinwegschlägt. Denkt man sich diese Theile umfänglicher und unter Verengerung des Sinus urogenitalis in die Länge gewachsen, so erhält man das Verhalten des Penis, und zwar in um so grösserer Aehnlichkeit, als an der Eichel der Clitoris manche Eigenthümlichkeiten von jener des Penis sich wiederholen.

Einzelne Theile dieser Organe sind mit besonderer Muskulatur ausgestattet. Zu den die Schwellkörper an ihrem Anfangstheile überlagernden M. M. bulbo-cavernosi und ischio-cavernosi treten bei vielen Säugethieren noch Hebemuskeln und Retractoren des Penis.

In den Sinus urogenitalis beider Geschlechter münden Drüsenorgane ein. Von solchen finden sich ausser den bereits oben (S. 484) erwähnten Prostatadrüsen noch andere, die bald einfach, bald mehrfach, bis zu vier Paaren (Beutelthiere) vorkommen und am Anfang des Penis liegen (Fig. 315. *g'*). Sie verbinden sich mit dem vom Schwellkörper umschlossenen Abschnitt. Bei Manchen hat man sie vermisst (Cetaceen, Carnivoren). Beim weiblichen Apparat münden sie in den Scheidenvorhof aus, hier als Duverney'sche oder Bartholin'sche, dort als Cowper'sche Drüsen bezeichnet. — Der Vorhaut angehörige Drüsen entwickeln sich bei manchen Säugethieren zu ansehnlichen Apparaten, die besonders bei Nagern verbreitet sind (Fig. 315. *g''*).

Die Cloakenbildung der *Selachier* geht bei den Ganoiden und Teleostiern verloren, und die in die Cloake sich öffnenden Canäle münden dann hinter einander aus. Die an der hinteren Cloakenwand liegenden Urogenitalmündungen kommen hinter dem After zu liegen, doch besteht auch bei manchen Teleostiern eine gemeinsame Oeffnung. Die Genitalmündungen besitzen bei den Weibchen mancher Teleostier papillenartige Verlängerungen, die als Legeröhren fungiren (z. B. bei Rhodeus).

Die Cloake der *Amphibien* ist durch einen reichlichen Drüsenapparat ausgezeichnet, dessen Entwickelung zur Begattungszeit beim männlichen Geschlechte eine Schwellung der Wandung bedingt (Salamandrinen). Bei den Weibchen können diese Drüsen, wie v. Siebold fand, als Receptacula seminis fungiren, da in ihnen zu gewissen Zeiten Samenfäden angetroffen werden. Zu diesen bei den Urodelen verbreiteten Drüsen der Cloakenwand kommen noch andere, wie z. B. die bei männlichen Tritonen vorhandenen

»Beckendrüsen«, welche platte, aus längeren Schläuchen zusammengesetzte, in der vorderen Beckenwand liegende Organe vorstellen. Ihr Secret liefert wohl den Stoff, durch welchen die Samenfaden zu einem spermatophorenartigen länglichen Körper verbunden werden, welchen, meinen Beobachtungen zufolge, die Männchen den Weibchen in der Regel in der Umgebung der Cloake ankleben.

Mit der Cloake der *Reptilien* stehen gleichfalls drüsige Organe in Verbindung. Bei Schildkröten liegen zwei Schläuche (Fig. 310. c) seitlich neben der Ausmündung des Enddarmes. Bei Schlangen (Fig. 317. gi) und Eidechsen münden ähnliche an der Basis der Copulationsorgane aus, die nur bei Hatteria fehlen. Die letzteren sind häufig durch Epidermoidalbildungen ausgezeichnet, welche theils nur durch Ringfalten, theils durch warzenartige Vorsprünge dargestellt werden und auch, besonders bei Schlangen, zu einem Stachelbesatz umgebildet sein können, z. B. bei Crotalus. Einfach bleibt jeder Penis bei Coluber, bei Ameiva und Tupinambis, gespalten ist das Penisende bei Python, Lacerta etc.

Die ausstülpbare Form des Begattungsorgans besitzen bei den Vögeln noch die Casuare, sowie nach Tschudi die Penelopiden (A. A. Ph. 1843. S. 472). Kurze zungenförmige Rudimente eines Penis mit einer Rinne besitzt Crypturus, ohne Rinne: Otis, Platalea u. A. Ueber die Begattungsorgane der Reptilien und Vögel s. J. Müller, Abhandl. d. Berl. Acad. 1838.

Das vorwiegend aus Schwellgewebe gebildete Begattungsorgan der *Monotremen* spaltet sich an seinem freien Ende bei Ornithorhynchus in zwei Hälften, deren jede vier stachelartige Papillen trägt. Bei Echidna läuft der Penis in vier Warzen aus, die mit kleineren Papillen besetzt sind. Diesen Theilungen entspricht eine Theilung des vom Penis umschlossenen Canals, dessen Zweige bei Ornithorhynchus zu den Papillen verlaufen, und bei Echidna mehrfach auf der Oberfläche der Endwarzen zur Mündung kommen. In dieser ganzen, viel mehr an die bei Reptilien vorhandenen Einrichtungen sich anschliessenden Bildung liegt wenig Verwandtes mit dem Begattungsorgan der übrigen Säugethiere. Selbst die Beutelthiere reihen sich enger an die Placentalien an, wenn auch bei Einigen der im Penis verlaufende Canalis urogenitalis an der Eichel getheilt ausmündet. Der Verlauf des Penis ist zuweilen gekrümmt, besonders bei Nagern, wo die Urogenitalmündung der Afteröffnung nahe liegt, nimmt er eine gebogene Stellung ein, aber auch bei Anderen bietet er einen gekrümmten Verlauf, z. B. bei Wiederkäuern, den Schweinen, auch bei Elephas. Bei den Kamelen wendet sich das vordere Ende wieder nach hinten, ähnlich auch bei den Katzen. Wo der Penis längs des Abdomens fixirt ist, kommen besondere Protractores des Penis-Integumentes vor, sowie auch besondere Retractores, welche von den ersten Schwanzwirbeln entspringen, und sich entweder zur Vorhaut begeben als Retractores praeputii (bei Wiederkäuern) oder an die Corpora cavernosa penis als Retractores penis (bei Carnivoren). Die Gestalt der Eichel des Penis sowie die Beschaffenheit ihres Ueberzugs bietet nicht mindere Verschiedenheiten. Bald erscheint sie langgestreckt, konisch, bald mehr kurz oder durch Verbreiterung ihres Randes (Corona glandis) pilzhutförmig, zuweilen mit lappenartigen Ausbuchtungen. Ihre Oberfläche trägt bald feine Papillen, bald hornartige Stacheln, wie sie an der in vier Lappen gespaltenen Eichel von Phaseolomys vorkommen, mit vielen Complicationen auch bei Nagern verbreitet sind. Ein ähnlicher Besatz der Eichel mit rückwärts gerichteten Stacheln findet sich auch bei Felis.

Fig. 319.



Durch Ossification des sehnigen Gewebes der Schwellkörper entsteht bei vielen Säugethieren ein **Penisknochen** (Fig. 319), dessen Gestalt und Umfang sehr variabel ist. Er kommt den Nagern und Chiropteren,

Fig. 319. Penisknochen von *Mustela martes*.

ferner den Carnivoren und Affen zu, unter den Cetaceen ist er bei den Walfischen getroffen worden. Bald erstreckt er sich über den grössten Theil der Länge des Penis, bald ist er nur auf die Eichel beschränkt.

Die **Cowper'schen Drüsen** bieten in ihrem traubenförmigen Baue allgemeine Uebereinstimmung, während ihre Voluinsverhältnisse sehr verschieden sind. Unansehnlich sind sie bei Erinaceus, wo sie vom M. urethralis bedeckt werden, klein sind sie auch bei Felis. Bei den Affen sind sie grösser als beim Menschen. Wo sie durch mehrere Paare repräsentirt werden, besitzen die einzelnen Paare einen verschiedenen Bau (Beutelthiere).

Für die specielleren Verhältnisse des Baues der äusseren Geschlechtsorgane, besonders der Schwellkörper und der bezüglichen Muskulatur s. Cuvier, Leçons 2 Ed. T. VIII. Kobelt, Die männl. u. weibl. Wollustorgane. Freiburg 1844. Fugger, de singulari clitoridis in Simiis magnitudine et conformatione. Berol. 1835. Bezüglich der Drüsenorgane s. J. Müller, de gland. sec. struct. Leydig, Z. Z. II. S. 1.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig

Bei Wilh. Engelmann in Leipzig ist ferner erschienen:

Der Organismus

der Infusionsthiere

nach eigenen Forschungen in systematischer Reihenfolge
dargestellt von

Dr. Friedrich Stein,
ord. Prof. d. Zool. a. d. k. k. Univ. zu Prag.

I. Abtheilung.
Die hypotrichen Infusionsthiere.
Mit 14 Kupfertafeln. gr. Fol. 1859. geb. 16 Thlr.

II. Abtheilung.
1) Darstellung der neuesten Forschungsergebnisse über Bau, Fortpflanzung und Entwicklung der Infusionsthiere. 2) Naturgeschichte der heterotrichen Infusorien.
Mit 16 Kupfertafeln. gr. Fol. 1867. geb. 22 Thlr.

Untersuchungen
zur

vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere

von

Dr. Carl Gegenbaur,
Prof. der Anatomie in Jena.

1. Heft. **Carpus und Tarsus.** Mit 6 lithogr. Tafeln. gr. 4. 1864. br. 2 Thlr. 20 Ngr.
2. » **Schultergürtel der Wirbelthiere. Brustflosse der Fische.** Mit 9 lithogr. Tafeln. gr. 4. 1865. br. 3 Thlr. 20 Ngr.

Die Borstenwürmer

(Annelida chaetopoda)

nach systematischen und anatomischen Untersuchungen
dargestellt von

Ernst Ehlers, D. M.
Professor an der Universität zu Erlangen.

I. Abtheilung. Mit 11 Kupfertafeln. 4. 1864. brosch. 8 Thlr. 20 Ngr.
II. » (Schluss.) Mit 13 Kupfertafeln. 4. 1868. brosch. 12 Thlr.

Aristoteles

THIERKUNDE.

Kritisch berichtigter Text
mit deutscher Uebersetzung, sachlicher und sprachlicher Erklärung und vollständigem Index

von

Dr. H. Aubert und **Dr. Fr. Wimmer.**

Zwei Bände.

Mit 7 lithographirten Tafeln. gr. 8. 1868. br. 6 Thlr. 10 Ngr.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.